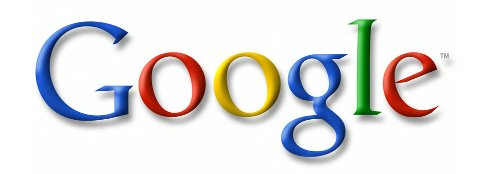








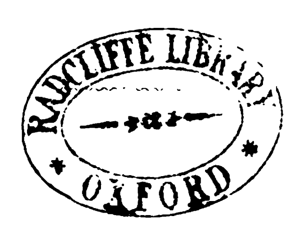
HYDRA.

EINE

ANATOMISCH-ENTWICKLUNGSGESCHICHTLICHE UNTERSUCHUNG

VON

DR. NICOLAUS KLEINENBERG.



MIT VIER LITHOGRAPHIRTEN TAFELN.

LEIPZIG,
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.
1872.



HERRN PROFESSOR

ERNST HAECKEL

GEWIDMET.

VORBEMERKUNG.

Die Untersuchungen, welche der nachstehenden Abhandlung zu Grunde liegen waren bereits zu Ende des Jahres 1870 abgeschlossen — andere Arbeiten, die meine Thätigkeit rücksichtslos in Anspruch nahmen, und dann unerwartete, von mir nicht abhängige Umstände haben die Veröffentlichung bis jetzt verzögert.

Unterdessen hat Franz Eilhard Schulze in seiner schönen Monographie der Cordylophora lacustris ausführliche neue Beobachtungen über den Bau der Hydra bekannt gemacht. Hätte ich früher auf diese Rücksicht nehmen können, so würde die Fassung des anatomischen Theils meiner Arbeit wol manche Veränderung erlitten haben, namentlich dürften einige Erörterungen gekürzt oder weggelassen worden sein, und die Uebereinstimmung der Resultate wäre in der Form von Bestätigungen hervorgetreten. Aber abgesehen davon, dass mein Manuscript schon druckfertig war, erschien mir eine Umarbeitung desselben um so weniger geboten, als der methodische Gang beider Untersuchungen ein verschiedener ist und ich in der Hauptsache, nämlich in Bezug auf die Structur und die physiologische Bedeutung der Gewebe des Ectoderms, zu einer Auffassung gekommen bin, welche von jener Schulze's durchaus abweicht. So habe ich denn die ursprüngliche Darstellung beibehalten. Die Vergleichung wird leicht ergeben, was der einen und was der andern Arbeit eigenthümlich ist: in den streitigen Fragen möge die Entscheidung bald erfolgen. Ich will nur noch aussprechen, dass ich mich der Ansicht, welche Schulze über die Function,

der mit den Nesselkapselzellen in Verbindung stehenden Härchen aufgestellt hat, ohne Weiteres glaube anschliessen zu müssen, zumal ich auch von der Unhaltbarkeit der Möbius'schen Erklärung der Entladung überzeugt bin.

Die erste Hälfte des grossen Tubularien-Werkes von Allman erhielt ich gleichfalls zu spät, um es noch benutzen zu können. Es finden sich im allgemeinen Theil desselben einige Bemerkungen über die Entwicklung der Hydren, die im wesentlichen den Angaben Ecker's entsprechen — auch Allman hat die Furchung verkannt und hält die sonderbaren Dotterelemente für Zellen. Zu der interessanten Entwicklungsgeschichte der Tubularien fehlen leider bis jetzt noch die Abbildungen und aus der Beschreibung allein ist mir nicht alles klar geworden.

Anatomie.

Von allen Leistungen des vorigen Jahrhunderts auf dem Gebiete der niederen Thiere ist wol keine von so eingreifendem Einfluss für die Entwicklung der Wissenschaft gewesen, wie die Entdeckung der wunderbaren Lebenseigenschaften der Süsswasserpolypen. Nicht nur, dass der experimentellen Untersuchung ein ganz neues und wichtiges Arbeitsfeld eröffnet wurde: die Erscheinungen, welche jenes kleine Thierchen darbot, warfen ein helles Licht auf viele bis dahin unverstandene Vorgänge im Leben der höchst organisirten Geschöpfe. Mit Recht bezeichnet daher Karl Ernst v. Baer in einer seiner schönen Reden das Erscheinen der meisterhaften Trembley'schen Arbeit als den Beginn einer neuen Epoche der gesammten Physiologie. Und so genau waren die Beobachtungen Trembley's, so umfassend und von so strenger Kritik geleitet seine Versuche, dass alle die vielen Nachfolger seine Untersuchungen kaum in ihrer Vollständigkeit zu wiederholen, noch weniger aber ihnen Neues hinzuzufügen vermochten. Nur der Nachweis der geschlechtlichen Fortpflanzung des Thiers durch Pallas und Ehrenberg ist als ein wesentlicher Fortschritt zu betrachten. Denn Trembley hatte die Eier und die samenbereitenden Organe wol gesehen, jedoch in ihrer Bedeutung durchaus verkannt.

Dagegen blieb das Studium des feinern Baus der Hydra der neuern Zeit vorbehalten, die, im Besitz ausreichender Untersuchungsmittel und von den massgebenden Gesichtspunkten der Zellenlehre ausgehend, sich auch bald des interessanten Stoffs bemächtigte. Die erste Mittheilung ist freilich eher eine Mystification als eine wissenschaftliche Arbeit zu nennen. Corda beschrieb den Körper des Thiers aus drei Schichten zusammengesetzt, von denen die äussere, die Cutis, von einer oberflächlichen Lage grösserer und einer tiefern Lage kleiner Zellen gebildet ist; dann folgt ein mittleres stratum musculare aus Zellen bestehend, die mit farbigen Körnern angefüllt sind, und hierauf als unvollständige Auskleidung des Darms die tunica villosa mit pallisadenförmigen theils geschlossenen, theils an ihrer Spitze offenen Zellen. Die Tentakeln sind häutige Röhren, welche an gewissen Stellen Anschwellungen haben, in denen die Cilia und Hastae eingebettet liegen. An der Innenfläche dieser Röhren verlaufen vier, in ihrem Bau gänzlich von dem stratum musculare des Körpers verschiedene Längsmuskeln, die extensores tentaculi, welche unter einander durch tranversale Muskeln von derselben Beschaffenheit, die adductores tentaculi, verbunden werden [1]. Es genügt aber einen Blick auf die

---

[1] Acta Acad. C. Leop. Carol. Nat. Cur. V. XVIII. p. 299.

Tafeln zu werfen, um zu der Ueberzeugung zu gelangen, dass, trotz der ausdrücklichen gegentheiligen Behauptung des Autors, die Bilder nicht nach der Natur gezeichnet, sondern ganz willkührlich componirt sind — ein Verfahren, dessen CORDA sich auch bei anderen Arbeiten bedient und dadurch die ebenso berechtigte wie scharfe Kritik SCHLEIDEN's hervorgerufen hat.

Unter dem Einfluss der DUJARDIN'schen Sarcodelehre studirte ECKER[1] den Bau der Hydra und kam zu dem Resultat, dass der Körper nicht aus Zellen besteht, sondern aus einer zusammenhängenden Masse einer äusserst elastischen und contractilen, netzförmig durchbrochenen Substanz, die er »ungeformte contractile Substanz« zu nennen vorschlägt. Abgesehen von ihren äussern Formverhältnissen und dem Besitz der eigenthümlichen Nesselorgane wäre Hydra demnach in nahe Beziehung zu den Infusorien und Rhizopoden zu bringen. In einer spätern Abhandlung[2] bespricht ECKER die Genese seiner ungeformten contractilen Substanz. Er behauptet, dass die aus der Furchung des Eies hervorgehenden Embryonalzellen keine wesentliche Bedeutung für den Aufbau des Embryonalleibes hätten, sondern, dass die Körpersubstanz der Hydren »Intercellularsubstanz« sei.

Diesen Angaben ECKER's trat LEYDIG mit aller Entschiedenheit entgegen, indem er nachwies, dass der Körper der Hydren durchweg aus Zellen und Zellenderivaten zusammengesetzt ist, und zugleich die Irrthümer ECKER's aus der angewandten Untersuchungsmethode erklärte[3]. LEYDIG erkannte ferner, dass wie bei allen andern Coelenteraten, so auch bei Hydra der Körper aus zwei anatomisch und physiologisch verschiedenen Blättern gebildet ist, welche durch eine homogene Membran getrennt werden.

Wichtige Angaben über einzelne Theile brachte dann KÖLLIKER[4]: er fand in der von LEYDIG beschriebenen structurlosen Lamelle eine Muskelschicht.

Der letzte, der die Hydra verarbeitet hat, ist REICHERT[5]. Seine Ergebnisse führten überraschender Weise zu einen Compromiss zwischen ECKER und LEYDIG. Der erstere soll in Bezug auf das Ectoderm Recht haben, der andere in Bezug auf das Entoderm. Jenes besteht aus einer continuirlichen Masse ungeformter contractiler Substanz, oder wie sie nun heisst, protozootischer Substanz — dieses ist ein wirkliches Epithel. Die protozootische Substanz geht aus Zellen hervor, wahrscheinlich durch Verschmelzung der persistirenden Membranen, während der Zellinhalt schwindet. Zwischen beiden Schichten befindet sich als inneres Skelet eine homogene Stützlamelle. Eine übereinstimmende Organisation findet REICHERT bei den andern Coelenteraten und den Bryozoen, und auch die Amoeben, Polythalamien und Gregarinen sollen nach diesem

---

[1] Zeitschrift f. wiss. Zoologie. B. I., p. 218. 1848.

[2] Entwicklungsgeschichte der grünen Armpolypen. 1853.

[3] Müllers Archiv. Jahrgang 1854, p. 270.

[4] Icones Histiologicae. II. Abtheil. 1865.

[5] Ueber die contractile Substanz (Sarcode Protoplasma) und ihre Bewegungserscheinungen. Abh. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1866; und Vergleichend anatomische Untersuchungen über Zoobotryon pellucidus. Abh. der Berliner Akademie, 1869.

Plan gebaut sein, nur mit dem Unterschiede, dass sie kein inneres Epithel besitzen, sondern »die Wand des thierischen Hohlkörpers ausschliesslich durch die protozootische Substanz gebildet ist«. Es werden daher alle die genannten Thiergruppen als »niedrigste wirbellose Thiere« in eine Abtheilung zusammengefasst.

Meine Untersuchungen haben mich vor allem zur Bestätigung der Angabe Leydig's, dass der Körper der Hydren durchweg aus Zellen besteht, geführt. Indem ich von dieser Grundlage aus den Bau der beiden constituirenden Blätter einem genauern Studium unterwarf, bin ich dagegen zu einer wesentlich abweichenden Auffassung der Beschaffenheit und der Leistungen der Gewebe gelangt.

Das Entoderm.

Die Hohlräume des Hydrakörpers — die Leibeshöhle, an welcher man gewöhnlich die Stielhöhle und den sogenannten Magen unterscheidet, und die mit dem letztern communicirenden Canäle der Tentakeln — sind überall mit einem einschichtigen Epithel ausgekleidet. Dies besteht aus fest an einander haftenden, kernhaltigen, membranlosen Zellen, welche in den verschiedenen Regionen des Körpers in Bau und Function einige nicht unbedeutende Unterschiede darbieten. Ihre Form wechselt natürlich je nach dem Zustande des überall leicht beweglichen Körpers. Befindet sich das Thier ausgedehnt in Ruhe, so bildet das Entoderm des freien Endes der Tentakeln eine gleichmässige dünne Schicht, in welcher oft weder die Zellgrenzen noch die Kerne wahrnehmbar sind; gegen das angeheftete Ende zu lassen sich die einzelnen Zellen immer deutlich erkennen, da sie sich nur im Umfange der breiten Basis, mit welcher sie der Muskellamelle aufsitzen, berühren, während ihre freie Fläche halbkuglig in die Höhle hineinragt: der Canal erscheint dadurch im optischen Längsschnitt regelmässig eingeschnürt und im Querschnitt sternförmig. Die Auskleidung des oralen Theils der Leibeshöhle wird dagegen von dicht gedrängt stehenden, prismatischen Zellen gebildet, deren Höhe immer und zuweilen bis auf das sechsfache grösser ist, als ihr Durchmesser (Taf. I. Fig. 3). Im Fuss sind die Zellen wieder niedriger und breiter, ähnlich denen der Basis der Tentakeln (Taf. I. Fig. 1.) Diese beiden Regionen gehen entweder allmählich in einander über, so stets bei H. viridis, oder die Form der Zellen ändert sich ganz plötzlich, wie bei wohlgenährten Exemplaren von H. aurantiaca und grisea und dadurch erscheint auch äusserlich eine sehr scharfe Abgrenzung von Fuss und Magen.

Von den Zellen des Entoderms sind nun die des basalen Theils der Tentakeln und die der Fusshöhle constant Plasmaschläuche, welche einen grossen, mit wässriger Flüssigkeit gefüllten Hohlraum, eine Vacuole, einschliessen. Die Dicke des hellen, fein und leicht granulirten Plasmas ist nicht überall gleich: an der der Muskellamelle angedrückten Basis sowie an den Seiten ist die Schlauchwendung meist sehr dünn, an der freien Kuppe dagegen hat sie regelmässig eine beträchtlichere Mächtigkeit und springt oft nach innen gewölbt in den Vacuolenraum ein. Ausserdem wird die Innenfläche des Schlauchs vielfach durch verschiedene in seine Masse eingelagerte feste Körper vorgetrieben und uneben gemacht. Der kuglige oder ellipsoi-

dische Kern, der niemals im basalen oder freien Theil, sondern stets in der Seitenwand der Zelle eingebettet ist, übertrifft die Dicke des Schlauchs um das mehrfache, und da er nie in unmittelbare Berührung mit der Vacuolenflüssigkeit steht, sondern stets mit einer, wenn auch oft ausserordentlich dünnen, Plasmaschicht überzogen ist, so liegt er wie in einer Einstülpung des Hohlkörpers. Dazu kommen bei H. viridis die überall im Entoderm verbreiteten Farbkörner-Kügelchen von ca. 0,007 ^{mm} Durchmesser. Sie bestehen aus einer dichten sehr eiweissreichen Grundmasse, die sich mit Jod dunkelbraun, mit Karmin oder Anilin tief roth färbt, und einem aufgelagerten, unmessbar dünnen Ueberzug eines grünen Farbstoffs, welcher seinem chemischen und optischen Verhalten nach mit dem Chlorophyll identisch ist oder ihm wenigstens doch sehr nahe steht. Diese Kügelchen entsprechen also in Bezug auf ihre Zusammensetzung genau dem Chlorophyllkörper der Pflanzenzellen. Bei einem Theil derselben ist die Oberfläche ganz glatt, andere erhalten durch Furchen und Risse ein segmentirtes Aussehen. An diese schliessen sich kleinere theilweise im Zerfall begriffene Körperchen, welche eckige Formen und anstatt der reingrünen eine schmutzige dunklere Färbung haben und allmählich in ganz kleine, häufig zu Haufen zusammengeballte, dunkelbraune bis schwarze Körnchen übergehen. Die Menge aller dieser Körper wechselt erheblich je nach den Ernährungsverhältnissen des Thiers. Die grünen finden sich vorherrschend in den Seitentheilen der Zellen und nur, wenn sie besonders zahlreich sind, in dem basalen Theil; sie sitzen dem Zellschlauch zuweilen wie angeklebt an, scheinen aber doch immer einen ganz dünnen Plasmaüberzug zu haben. Das freie Ende der Zellen enthält niemals Chlorophyllkörner, dagegen sind hier die braunen und schwarzen Körnchen angehäuft.

Bei H. aurantiaca und grisea fehlen im Entoderm der Fuss- und Tentakelhöhlen mit den Chlorophyllkörnern der H. viridis vergleichbare Formelemente, es finden sich nur orange, braune und schwärzliche rundliche oder eckige Körperchen, welche alle eine bedeutende Resistenz gegen chemische Agentien zeigen. Das Epithel der Magenhöhle enthält aber — wenigstens bei gut genährten Exemplaren — farblose runde oder ovale dichte Eiweisskörperchen, welche sich, abgesehen von dem Mangel des Chlorophylls, ganz wie die Farbkörner der H. viridis verhalten und auch dieselben Uebergänge zu den dunklen Körnchen darbieten.

Ausser diesen Körpern sind den Entodermzellen aller Arten noch feste Fettstückchen und Oeltropfen, oft in sehr bedeutenden Massen, eingelagert. Die letztern sind bei H. viridis und grisea ungefärbt oder gelblich, bei H. aurantiaca zum Theil lebhaft orange gefärbt.

Alle diese Einschlüsse liegen im Plasma. Der Innenraum der Zellen ist von einer ganz klaren Flüssigkeit erfüllt, die sich gegen alle Reagentien wie fast reines Wasser verhält. Ich erwähnte jedoch schon, dass das Vorkommen dieses centralen Flüssigkeitsraums nur bei den Zellen des basalen Tentakelendes und denen der Fusshöhle constant ist. Hier wechselt zwar die Dicke der Plasmaschläuche, die bei Thieren, welche in der Gefangenschaft auf schmale Kost gesetzt sind, ausserordentlich dünn werden, während sie bei wohlgenährten Exemplaren beträchtlich zunehmen; aber die Vacuole wird niemals ganz ausgefüllt. Die Entodermzellen der freien Tentakelenden sind dagegen häufig zu flachen Plättchen reducirt und jene des oralen

Theils der Leibeshöhle enthalten nur bei schwachgenährten Thieren eine Vacuole; sonst sind sie ganz solide Plasmaprismen, und die festen Einschlüsse, welche in ihnen immer am reichlichsten vorhanden sind, liegen gleichmässig durch ihre ganze Masse vertheilt.

In allen Theilen der Leibeshöhle und ihrer Anhänge tragen einzelne Entodermzellen eine, selten zwei, sehr zarte Wimpern, deren Länge bis 0,03 ^{mm} beträgt. Sie sitzen auf den Spitzen der Zellen (Taf. I. Fig. 6) und bewegen sich, langsam hin und herschlagend, nach Art der Geissel der Flagellaten. Am unverletzten Thier konnte ich sie nie wahrnehmen, man bemerkt in den Tentakeln der beiden durchsichtigen Arten nur eine Bewegung der in der Flüssigkeit, welche den Canal erfüllt, suspendirten Körperchen, die auf das Vorhandensein von Wimpern schliessen lässt, auch gelang mir nicht diese durch Reagentien deutlich zu machen und zu erhalten; aber auf feinen Querschnitten des lebenden Thiers kann man sie bei ihren trägen und aussetzenden Bewegungen mit aller Deutlichkeit beobachten. An solchen Präparaten schien es mir, als ob die Geisseln, nachdem sie eine Zeit lang bestanden haben, allmählich wieder eingezogen werden, während sie auf benachbarten Zellen neu entstehen. Sie wären demnach keine fixen Gebilde, und dann würde sich auch ihr Verschwinden beim Absterben des Thiers erklären. Jedenfalls ist das Entoderm nicht mit einem continuirlichen Flimmerbesatz, sondern mit isolirten Geisselzellen (im Sinne Häckel's) versehen — ein Factum, das in Bezug auf das ausschliessliche Vorkommen dieser Form des vibratilen Gewebes bei den Spongien nicht ohne Interesse ist. Leydig hat die Geisseln bei Hydra zuerst bemerkt, Reichert konnte sie später nicht auffinden. Nach Leydig soll je ein äusserst feines Flimmerhärchen auf einem sehr kleinen blassen Kügelchen sitzen und diese Gebilde auf gewisse Gegenden der Leibes- und Armhöhlen beschränkt sein [1]. Ich habe mich dagegen, wie gesagt, überzeugt, dass die Geisseln aus den grossen Entodermzellen unmittelbar hervorgehen, und dass sie in allen Regionen des Körpers vorkommen, aber nur auf einzelnen Zellen.

In wesentlicher Weise weicht die Darstellung, welche ich von dem Bau der Entodermzellen gegeben habe, von der Leydig's ab. Er gibt an, diese Zellen besässen dicke Membranen, welche, mit einander verschmolzen, ein elastisches Fachwerk herstellen, in dessen Lücken der wasserklare contractile Zellinhalt liegt. In der Membran selbst eingeschlossen befinden sich die dunklen Körnerhaufen sowie die farblosen Eiweisskügelchen oder die grünen Körner der H. viridis. Ob der zu jedem Zellraum gehörige Kern auch in die Membran eingeschaltet oder ihr nur angeheftet ist, wird aus der Beschreibung nicht ganz klar, jedoch scheint das erstere gemeint zu sein [2]. Die Angaben hat Greef im Wesentlichen für seine Protohydra bestätigt. Er sagt, dass er eine die Leibeshöhle auskleidende Epithelialschicht nicht finden konnte, sondern »ein das ganze Parenchym durchsetzendes continuirliches Zellnetz« [3]. Die Innenschicht besteht

---

[1] l. c. p. 278.
[2] l. c. p. 279.
[3] Protohydra Leukarti Zeitschr. f. wiss. Zool. B. XX., p. 46. u. f.

aus rundlichen hellen kernhaltigen Zellen. Das zwischenliegende Netzwerk konnte GREEF auf keine Weise in einzelne Zellenbezirke zerlegen und nimmt daher ein allseitiges Verschmolzensein der Fäden desselben an. Er meint, in diesem Falle wären wir nicht genöthigt, »die Wandungen der einzelnen Felder des Netzes als integrirende Theile der Zellen anzusehen, sondern wir haben ein zusammenhängendes Fachwerk vor uns, von denen jedes Fach resp. jeder Hohlraum eine Zelle einschliesst, d. h. Protoplasma mit einem Kern«[1].

Mir waren die Angaben LEYDIG's schon deshalb bedenklich, weil sie ohne alle Analogie dastehen. Denn es ist bisher noch nirgends beobachtet worden, dass Zellmembranen, abgeschiedene Plasmaproducte, die stets der eigentlichen Vitalität entbehren, der Sitz jenes Assimilationsprozesses sein sollten, der sich in den Umwandlungen der eiweissreichen farblosen und grünen Körner deutlich genug ausspricht — abgesehen davon, dass weder bei thierischen noch bei pflanzlichen Zellen der Kern jemals in der Membran angetroffen wird. Die Untersuchung zeigte auch bald, dass von einem zusammenhängenden Fachwerke gar nicht die Rede sein kann. Schon beim lebenden Thier, noch besser aber nach kurzer Einwirkung der Salpetersäure von 0,5%, welche die leichte Ablösung des Ectoderms ermöglicht, das Entoderm aber eine Zeit lang ganz unverändert lässt, erkennt man mit starken Vergrösserungen oft sehr deutlich inmitten der Scheidewand, welche zwei an einander liegende helle Räume trennt, eine feine Linie, die sich als der Ausdruck der Berührungsfläche zweier verschiedenen Zellen angehöriger Schichten betrachten lässt (Taf. I. Fig. 2). Ganz klar wird das Verhältniss jedoch erst, wenn man Macerationsmittel, besonders die Essigsäure von 0,25—0,05 %, in Anwendung bringt. Das Entoderm zerfällt dann in lauter einzelne Zellen, zwischen denen Nichts von einem Fachwerk übrig bleibt, und alle diese Zellen bestehen aus einer dichten durch die Säure getrübten Aussenschicht und einem hellen Innenraum, so dass kein Zweifel darüber bestehen kann, dass das Bild des Netzwerks nur durch die enge Aneinanderlagerung der stärker lichtbrechenden Aussenschichten der Zellen hervorgerufen wird. Ebenso bestimmt muss ich gegen die Auffassung dieser Schicht als Zellmembran opponiren. Sie ist im Gegentheil der eigentliche den Kern umschliessende Zellkörper. Gegen alle Reagentien verhält sie sich wie Plasma, mit Essigsäure behandelt schrumpft sie und trübt sich, starke Salpeter- und Schwefelsäure sowie caustische Alkalien lassen sie erst quellen und lösen sie dann, mit Jod, Karmin und Anilin färbt sie sich lebhaft. Endlich entscheiden die amoeboiden Bewegungen isolirter Stücke für ihre plasmatische Natur. Was dagegen die helle innere Masse der Zellen anbetrifft, so rufen weder Säuren noch Alkalien eine Veränderung ihrer optischen Beschaffenheit hervor, sie färbt sich weder mit Jod, noch mit Karmin. Unter Einwirkung von Säuren, Alkohol, Zuckerlösung u. s. w. tritt sie je nach dem Concentrationsgrade des Zusatzes schneller oder langsamer exosmotisch durch den Plasmaschlauch, und dieser fällt faltig zusammen. LEYDIG behauptet, diese innere Substanz quelle durch Essigsäure, die Membran reisse in Folge dessen, und der Inhalt trete

---

[1] Protohydra Leukarti, Zeitschr. f. wiss. Zool. B. XX., p. 48.

heraus [1]. Es ist das ein Irrthum. Lässt man verdünnte Essigsäure langsam hinzutreten, so nehmen die Zellen gleichmässig und allmählich au Grösse ab und man kann gar nicht auf den Gedanken kommen, dass dabei durch einen Riss in der Aussenschicht die Innenmasse entleert werde, sondern man hat ein ruhiges exosmotisches Ueberströmen vor sich; wirkt starke Säure dagegen plötzlich, dann freilich wird die Druckdifferenz auf einmal so bedeutend, dass die Aussenschicht reisst und ihren Inhalt ganz austreten lässt, aber man sieht auch dann Nichts von einer hervorquellenden Masse, sondern es erfolgt eine augenblickliche Vermischung der ausfliessenden Flüssigkeit mit dem umgebenden Wasser. Aus diesem ganzen Verhalten geht hervor, dass die Innenmasse der Entodermzellen am wenigsten Plasma, überhaupt aber keine eiweisshaltige Substanz, sondern nur Wasser oder eine ausserordentlich dünne Salzlösung sein kann. Leydig hat diese Vacuolenflüssigkeit für contractil, ja für das einzige contractile Element des Hydrakörpers erklärt, eine Täuschung, welche besonders auf der falschen Auffassung der beim Zerreissen des lebenden Thiers isolirten amoeboiden Körper, in denen er die ausgetretene Innenmasse zu erkennen glaubt, beruht.

Die Angaben Leydig's waren schon durch Reichert vielfach berichtigt. Reichert erkannte die Zusammensetzung des Entoderms aus Zellen ohne Zwischensubstanz und wies nach, dass die netzförmige Zeichnung nicht von Zellmembranen herrührt. Nach ihm bestehen die Entodermzellen aus einer Zellmembran, einer eiweisshaltigen Mantelschicht und einer centralen Kernmasse. Die Membran soll unmessbar fein und leicht zerstörbar sein [2]. Ich glaube, dass sie mehr ein Product von Reichert's Zellendogma als das Resultat von Beobachtungen ist, ich wenigstens habe bei den verschiedenartigsten Behandlungsweisen nie etwas gesehen, was als Zellmembran hätte gedeutet werden können. Die Mantelschicht ist mit dem schlauchförmigen Zellkörper identisch, und wenn Reichert angiebt, dass sie in den Zellen des Magens und des Kopfstückes schwierig nachzuweisen ist, so liegt das daran, dass hier die ganze Zelle aus »Mantelschicht« besteht. Von seiner Kernmasse sagt er: »sie fliesst nach Zerstörung der Zellmembran in Tropfen aus und erhält sich in Tropfenform im Wasser, in Chromsäure, in schwacher Natronlösung, in Essigsäure, Jodwasser, es sind keine Körperchen darin suspendirt. Kein Reagens für eiweissartige Stoffe bringt eine Veränderung an ihr hervor; durch chemisch reine Schwefelsäure wird sie aufgelöst. Es lässt sich vorläufig nur aussagen, dass die fragliche Substanz kein Eiweiss ist und kein Eiweiss enthält« [3].

Ich möchte hier etwas genauer auf die Beschaffenheit der Gewebsbruchstücke eingehen, welche man durch Zerreissen oder Zerquetschen einer lebenden Hydra bekommt. Sie scheinen mir von Ecker's Arbeit an viel Verwirrung angerichtet zu haben. Zunächst will ich bemerken, dass man nicht sicher wissen kann, von welchem Blatt des Körpers sie abstammen, wenn man die Manipulation nicht unter dem Microscope vornimmt; denn wenn auch häufig die Ein-

---

[1] l. c. p. 277.
[2] l. c. p. 265.
[3] ibid. p. 266.

schlüsse die Zugehörigkeit unzweifelhaft machen, so kommen doch eben so oft Körper vor, denen dieselben ganz fehlen, oder wo man keine Garantie hat, dass sie nicht erst nach dem Freiwerden aufgenommen sind. Abgesehen von den andern Verschiedenheiten kann man zwei Formen unterscheiden, von denen die erste aber mit der Zeit immer in die zweite übergeht: amoeboide und kuglige Körper. Die erstern, welche durch ihren Formwechsel characterisirt sind, stammen sowohl vom Ectoderm als auch vom Entoderm her: von diesem sind sie häufiger. Sie bestehen aus der plasmatischen Grundsubstanz, die neben Farb- und Excretkörnchen oder Nesselkapseln immer eine, oft aber noch mehrere Vacuolen einschliesst. Die Formveränderungen, welche sie zeigen, müssen meiner Meinung nach auf zwei verschiedene Vorgänge zurückgeführt werden. Einmal entstehen solide Plasmafortsätze, die in ihrer Beschaffenheit und in der Art ihrer Bildung genau mit den Pseudopodien der Amoeben übereinstimmen. Sie kommen bei Hydra nicht besonders häufig vor und sind meist kurz und dick, während nach Greef bei Protohydra diese Bildungen praevaliren und lang und dünn sind. Andererseits werden hyaline Blasen bruchsackartig vorgetrieben. Sie entstehen durch Translocation der Vacuolen, die, nur von einer dünnen Plasmaschicht überzogen, über die Oberflächen hinausgeschoben werden. Wenn man diese Bildungen des äussern Formwechsels wegen auch Pseudopodien nennen will, so muss man doch die Verschiedenheit des Entstehungsmodus anerkennen: die wirklichen Pseudopodien sind der unmittelbare Ausdruck activer Bewegungen des Plasmas, die rundlichen Hervorwölbungen bestehen dagegen aus Flüssigkeitsansammlungen, welche durch den wechselnden Druck ihrer Umgebung bald vorgetrieben werden, bald wieder unter das Niveau der Oberfläche zurücksinken. Die amoeboiden Körper sind meist aus dem Zusammenhang gelöste ganze Zellen, aber ich habe mich auch überzeugt, dass selbst kleine Stückchen von diesen die Fähigkeit der Formveränderung für einige Zeit beibehalten.

Die kugligen Körper bieten grössere Verschiedenheiten in ihrer Beschaffenheit dar. Zum Theil schliessen sie Körner und Nesselkapseln ein, zum Theil entbehren sie derselben. Von den letztern bestehen einige aus einer hellen leicht granulirten Masse. Sie sind durchweg gleichartig und immer nur von einem einzigen Contour umgeben. Mit Jod und Karmin färben sie sich, in Essigsäure, Alkohol und Zuckerlösung schrumpfen sie und werden dunkler. Es sind solide Plasmakugeln. Neben ihnen finden sich Plasmakugeln, die eine häufig excentrisch gelegene Vacuole einschliessen, und endlich solche, die zuerst kaum von den soliden Kugeln zu unterscheiden sind. Auf der Oberfläche erscheinen sie gleichfalls leicht granulirt, stellt man aber genau auf die Mitte ein, so sieht man, dass sie von einem äusserst feinen, aber deutlich doppelten Contour begrenzt sind, welcher eine durchaus klare ungekörnte Masse einschliesst. Ihr Entstehen ist leicht zu beobachten. Unter Druck oder nach Zerrungen bilden sich an einzelnen Stellen der Gewebe blasige Auftreibungen der Zellen, welche zuerst noch dicke Wandungen haben. Allmählich dringt mehr Flüssigkeit vor und, indem ihre Wandung mehr und mehr ausgedehnt wird, nimmt die Ausstülpung Kugelform an, bis sie sich zuletzt von der Masse, aus der sie entstand, ganz ablöst und frei wird. Denselben Vorgang beobachtet man

an Thieren, die auf dem Objectträger, ohne einem Druck ausgesetzt zu sein, absterben. Hier löst sich langsam der ganze Körper in Kugeln auf, deren grösserer Theil aber aus ganzen Zellen mit deutlichem Kern besteht. Das Verhalten der doppelt contourirten Kugeln gegen Reagentien ist von dem der soliden Plasmakugeln ganz verschieden. In Tinctionsmitteln bleiben sie unverändert oder erhalten doch nur einen sehr leichten Farbenton, der von der gefärbten dünnen Hülle herrührt, während die ganze Innenmasse wasserhell bleibt. Nur bei längerem Verweilen in wässeriger Jodlösung nimmt auch die Innenmasse eine gelbliche Färbung an, was wol auf den endosmotischen Austausch der Flüssigkeiten zu beziehen ist. Durch wasserentziehende Agentien ziehen sie sich rasch sehr stark zusammen, wobei die Plasmaschicht zusehends dicker wird, und bei plötzlicher Einwirkung platzen die Kugeln und fallen, indem sich ihr Inhalt mit der umgebenden Flüssigkeit mischt, wie leere Blasen zusammen.

Es ergiebt sich hieraus, dass alle die kugligen Körper, die man aus einer lebenden Hydra isolirt, Plasmamassen sind, dass aber bei den zuletzt beschriebenen, durch excessive Wasseransammlung im Innern, das Plasma zu einem äusserst dünnen Häutchen ausgedehnt ist und sie in Folge dessen leicht als Tropfen einer durchweg gleichartigen nicht eiweisshaltigen Substanz erscheinen können. Die Behauptung Reichert's, dass die fragliche Substanz in Schwefelsäure gelöst werde, ist leicht zu erklären. Schwefelsäure löst das Plasma, die soliden Kugeln quellen auf und schwinden dann, bei den Blasen, die aus einer so dünnen Plasmaschicht bestehen, wird diese plötzlich zerstört und das eingeschlossene Wasser mischt sich unmerklich mit dem umgebenden, so dass es wol den Anschein haben kann, als ob das ganze Gebilde sich aufgelöst hätte.

Reichert behauptet, dass das freie Ende der Tentakeln keine innere Zellenschicht besässe, und er scheint hierauf besonderes Gewicht zu legen [1]. Jedoch ist dies im Allgemeinen nicht richtig. Bei H. viridis ist der Tentakelcanal immer bis zu seinem äussersten Ende von einer Schicht ausgekleidet, welche Chlorophylkörner enthält. Einzelne Zellen kann man freilich nicht unterscheiden. Bei frischen und kräftigen lebenden Exemplaren der beiden andern Arten sieht man dagegen, auch während des Maximums der Extension, die deutlichen flachen Entodermzellen in zusammenhängender Lage bis an das Ende der Tentakeln reichen. Allerdings kommen aber auch Fälle vor, die für Reichert's Angabe sprechen. Es sind dies meist verhungerte, lange in der Gefangenschaft gehaltene Thiere. Hier werden die Entodermzellen, welche an der Basis der Tentakeln deutlich sind, gegen das Ende zu immer flacher und gehen zuletzt in sehr dünne hyaline Schicht über. Ich will nicht entscheiden, ob dies bloss die Muskellamelle und das Entoderm völlig geschwunden ist, oder ob doch noch eine zarte Lage desselben die Höhle auskleidet — soviel ist aber gewiss, dass diese Fälle als Abnormitäten zu betrachten sind, während die Regel ist, dass Leibes- und Tentakelhöhlen überall eine Epithelschicht besitzen.

[1] l. c. p. 245. 247.

Das Ectoderm.

Gegenüber der einfachen Zelllage des Entoderms erscheint das äussere Blatt des Hydrakörpers als eine complicirte Bildung. Nicht allein, dass ein Theil seiner Zellen eine sehr eigenthümliche Differenzirung erlangt hat — mit Ausnahme der Fussscheibe ist es überall aus zwei formell und functionell ganz verschiedenen Geweben zusammengesetzt, die sich morphologisch und genetisch als integrirende Bestandtheile eines heteroplastischen Organs, des Ectoderms erweisen.

Beim lebenden Thier ist das Aussehen der Körperoberfläche je nach den Contractionszuständen sehr verschieden. Während der Erschlaffung stellt das Ectoderm eine gleichförmige zusammenhängende Masse dar, in welcher die grossen und kleinen Nesselkapseln eingebettet sind. Von Zellengrenzen und Kernen kann man nur an der Basis der Tentakeln zuweilen einige, nicht sehr bestimmte, Andeutungen sehen. Bei mittlerer Contraction entsteht dagegen das Bild eines epithelialen Baues, indem die Oberfläche in vieleckige Felder zerfällt, die durch starke breite Grenzlinien abgetheilt werden, und durch die Seitenansicht überzeugt man sich, dass jedes dieser Felder einem papillenartigen Vorsprung entspricht. Schreitet die Verkürzung des Körpers fort, so verlieren sich die breiten Grenzlinien wieder, die Felder werden in der Richtung des Körperumfangs zu gestreckt rhombischen oder linsenförmigen Wülsten zusammengedrückt, und indem ihre Oberfläche sich stärker erhebt, stellen sie schmale hohe Falten dar, die einzeln oder zu Gruppen vereinigt dem Ectoderm das Ansehen einer gefalteten Membran verleihen.

Von den mannigfachen Methoden, die ich für die Untersuchung des Entoderms anwandte, sind mir zwei von besonderem Werth gewesen. Einmal die Erhärtung des Thiers durch ein- bis dreitägige Einwirkung der Chromsäure von 0,025% zum Zweck der Anfertigung von Querschnitten und dann die Maceration in 0,25—0,05 procentiger Essigsäure (eine viertel oder eine halbe Stunde lang). Man erhält zwar bei diesem Verfahren die Thiere immer im Contractionszustande, doch ist das durchaus kein Uebelstand. Die Präparate wurden mit Fuchsin gefärbt und in verdünntem Glycerin aufbewahrt.

Auf dem Querschnitt (Taf. I Fig. 1 und 7) findet man nach aussen, die Oberfläche bildend, eine einfache Lage grosser Zellen mit grossen ellipsoidischen Kernen (Fig. 7 *n*), dann unter und zwischen diesen eine Menge kleinerer Zellen, die theils je eine Nesselkapsel, theils nur einen verhältnissmässig beträchtlichen Kern enthalten (*ig*) und endlich dem Entoderm dicht anliegend eine schmale helle Zone in welcher senkrecht verlaufende feine Fäserchen eingebettet sind (*ml*). Die vollständige Erkenntniss der Formverhältnisse dieser Zellen ist jedoch erst durch die Isolation derselben möglich. Man sieht, dass die grossen Zellen meist nur mit ihren verbreiterten Grundflächen sich gegenseitig berühren. Von dieser Basis aus verjüngt sich der Zellkörper bald ziemlich plötzlich, bald ganz allmählich und geht entweder gleichmässig sich verschmälernd in einen derben Fortsatz aus (Taf. I Fig. 10 *d*) oder er spaltet sich dichotomisch und löst seine Masse in zwei Fortsätze auf, die, indem sie weitere secundäre und tertiäre Spaltungen erleiden,

das centrale Ende der Zelle mehrfach verzweigt erscheinen lassen (Taf. I Fig. 9). Die Höhe, auf welcher die Spaltung beginnt, ist sehr verschieden, und ebenso wechselnd ist die Form der Fortsätze: neben massigen, welche in ihrem Verlauf sich zuspitzen und weiter verzweigen, entstehen sehr dünne, die vom Ausgangspunkt an in ihrem ganzen Verlauf dieselben Dimensionen beibehalten. Alle diese Fortsätze verlaufen divergirend, bis sie das Entoderm erreicht haben, dann biegen die feinsten derselben scharf im rechten Winkel um, ohne dass an der Umbiegungsstelle eine Dimensionsveränderung entsteht; die andern sowohl als auch die zugespitzten Enden der ungetheilten Zellkörper gehen in eine, meist aber in zwei rechwinklig gestellte feine Fasern aus, die immer der Längsaxe des Körpers parallel nach oben und unten verlaufen. Auf diese Weise entsteht eine dem Entoderm anliegende einfache Lage längsgerichteter zarter Fasern. Die Länge der einzelnen Faser ist schwer zu bestimmen, weil die Spaltbarkeit des Gewebes in querer Richtung viel grösser ist, als in der Längsrichtung, so dass beim Zerzupfen die longitudinalen Fasern gewöhnlich zerreissen; die längste, welche ich an solchen Präparaten gemessen habe, hatte 0,08 ^{mm}. Dagegen lassen sich aus der später zu beschreibenden Eihülle diese Zellen des Entoderms sehr leicht isoliren und zeigen Fortsätze von zuweilen mehr als 0,25 ^{mm} Länge (Taf. II Fig. 14).

Alle diese Fasern, welche ich Muskelfortsätze nennen will, sind nun durch reichliche Zwischensubstanz zu einer zusammenhängenden Haut, der Muskellamelle, verbunden, die überall zwischen Entoderm und Ectoderm eingeschaltet ist. Das Bindemittel füllt aber nicht bloss die Räume zwischen den Fasern aus, sondern, gegen das Entoderm an Mächtigkeit zunehmend, bildet es eine zusammenhängende dünne Membran. Durch Maceration und Zerzupfen gelingt es zuweilen diese Membran von den Muskelfortsätzen abzulösen und für sich allein darzustellen. Sie ist während des Lebens offenbar sehr weich, klar und farblos, ohne alle körnigen Einlagerungen; in reinem Wasser scheint sie zu quellen und schwindet allmählich, Säuren von mässiger Concentration trüben sie und geben ihr eine feste Consistenz, in concentrirter Schwefelsäure und kaustischen Alkalien quillt sie beträchtlich und löst sich dann, Karmin und Jod färben sie gar nicht, dagegen erhält sie durch Goldchlorid einen strohgelben Ton.

Am lebenden Thiere erkennt man während der Contraction deutlich, dass die Zellkörper an ihrer, die Oberfläche bildenden Basis einen verdichteten Plasmasaum besitzen, der sich ziemlich scharf gegen die hellere und weniger consistente innere Masse abgrenzt; an den Seitenflächen ist er nicht vorhanden. Der Basalsaum ist keineswegs als gesonderte Membran anzusehen, und ebensowenig liegt eine Uebereinstimmung mit dem Bau der Entodermzellen vor, denn diese sind, wie ich gezeigt habe, Plasmaschläuche mit wässrigem Inhalt, die grossen Ectodermzellen dagegen solide Plasmakörper, wenn gleich an der erwähnten Stelle eine beträchtliche Differenz des Wassergehalts sich merklich macht. Der Basalsaum zeigt während des Lebens eine grobe Körnelung, welche, wie ich glaube, nicht von eingestreuten heterogenen Körperchen, sondern von kleinen circumscripten Condensationen der Substanz herrührt. Diese Erscheinung schwindet merkwürdiger Weise beim Absterben des Thiers fast immer vollständig,

nur nach Behandlung mit Goldchlorid von c. 0,25 % erhält sie sich und tritt noch schärfer hervor. Das übrige Plasma des Zellkörpers entbehrt grösserer körniger Einschlüsse, es ist hell und ganz fein granulirt. Das Plasma der Muskelfortsätze stimmt in seiner Beschaffenheit mit dem des Zellkörpers überein, nur erscheint es besonders an Essigsäurepräparaten um ein Weniges stärker lichtbrechend. Der Kern, welcher immer vorhanden ist, enthält ein, seltener zwei Kernkörperchen; seine Form ist gewöhnlich ellipsoidisch mit c. 0,016 mm grösstem Durchmesser. Er befindet sich nie an der Basis des Zellkörpers oder in einem Fortsatz, sondern liegt mehr in der Mitte, meist gerade unter der ersten Theilung.

In Folge der eigenthümlichen Gestaltung dieses Gewebes entsteht zwischen den an einander gefügten Basen der Zellkörper und ihren zu einer Membran verbundenen Muskelfortsätzen ein System von communicirenden Lücken. Diese werden ausgefüllt von einem Gewebe, welches ich seiner topographischen Beziehung zu dem andern wegen als interstitielles Gewebe des Ectoderms bezeichnen werde. Seine Vertheilung ist aus dem Gesagten klar. Es bildet keine vollkommene Schicht, sondern ein Netzwerk, dessen Maschen von Theilen des andern Gewebes eingenommen werden. An der Muskellamelle zwischen den Theilungen ist es am reichlichsten, oft mehrfach geschichtet, in die Interstitien der Zellkörper schieben sich nur wenige vereinzelte Zellen hinein (Taf. I Fig. 7). Diese Zellen sind spindelförmig oder zu kleinen Plättchen ausgebreitet, ihr Plasma ist dicht und körnig und umgiebt einen relativ grossen, oft die Hauptmasse bildenden Kern (Taf. I Fig. 12 *a. b*). Neben diesem entstehen in einzelnen Zellen der tiefern Lagen des interstitiellen Gewebes jene eigenthümlichen Organe, die Nesselkapseln. Es bildet sich seitlich vom Kern ein zuerst nicht scharf umschriebener kugliger heller Raum, der allmählich die definitive Form der Nesselkapsel annimmt und einen doppelten Contour erhält (Taf. I Fig. 12 *i*). Dann entsteht im Innern desselben der spiralig aufgewundene äusserst zarte Faden. Die Einzelheiten des Entwicklungsganges sind mir unbekannt geblieben, weil die Kleinheit und grosse Vergänglichkeit der jungen Kapseln die Untersuchung ausserordentlich erschweren. Einige Zeit nach vollendeter Ausbildung der Kapsel schwindet, wie mir scheint, ganz regelmässig der Kern der Bildungszelle, diese verliert ihre Spindelform, ihren körnigen Inhalt und umgiebt als kuglige oder eiförmige Hülle die Kapsel. Die zur Entladung reifen Nesselkapseln werden von ihrer tiefern Bildungsstätte gegen die Oberfläche vorgedrängt, wo sie zwischen den grossen Zellkörpern oder auch ganz in das Plasma derselben eingebettet liegen. Hier findet sich an vielen derselben ein ziemlich steifes feines und spitziges Härchen, welches etwas seitlich vom Eröffnungspol aufsitzt. Diese Borste ist jedenfalls kein ausgetretenes Stück des Nesselfadens, und eben so wenig gehört sie zu den grossen Zellkörpern; ich möchte sie, ohne jedoch ganz in's Reine gekommen zu sein, für einen Fortsatz der plasmatischen Hülle der Kapsel halten. In Bezug auf den Bau der fertigen Nesselkapseln habe ich dem Bekannten nichts Wesentliches hinzuzufügen, nur fand ich, dass, während der Faden der grössern birnförmigen Kapseln bis auf die Haken am untersten Theil ganz glatt ist, jener der kleinern mit zwei gegenläufigen Spiralen ungemein kurzer und feiner Härchen versehen ist.

Der Bau der Fussfläche weicht von dem eben beschriebenen des übrigen Körpers besonders darin ab, dass hier das interstitielle Gewebe und dem entsprechend auch die Nesselkapseln gänzlich fehlen. Die grossen Zellkörper (Taf. I Fig. 11) haben eine prismatische oder keulenartige Gestalt mit kuppenförmigem äusseren Ende. Sie bleiben immer ungetheilt, aber ihr stumpf abgeschnittenes inneres Ende läuft seitlich in eine kleine Spitze aus, die in einen einfachen Muskelfortsatz übergeht. Die Zellkörper haben keinen Basalsaum, ihre ganze Masse ist gleichartig und bedeutend dichter als bei denen des Körpers, so dass die Fussscheibe immer am dunkelsten erscheint.

Im Ectoderm der Tentakeln praevalirt wieder das interstitielle Gewebe. An der Basis ist es zwischen den grossen flachen Zellkörpern in ähnlicher Weise wie am Körper vertheilt, weiterhin besteht es fast nur aus Nesselkapselzellen vorherrschend mit kleinen Kapseln, welche dicht gedrängt, unterhalb der grossen Zellkörper und in dem Plasma derselben selbst liegend, zugespitzte Wülste bilden, die spangenförmig ein bis zwei Drittheile des Umfangs des Tentakels umgreifen. Diese Nesselpolster sind bei H. viridis am schwächsten, sehr stark bei H. grisea ausgebildet. Sie sind ganz fixe Gebilde, welche bei den Bewegungen ihre Form nur wenig ändern. Während der Extension flachen sie sich etwas ab und werden in der Längsrichtung breiter, zugleich aber weichen sie von einander, so dass sie, durch weite Zwischenräume getrennt, ganz vereinzelt stehen; verkürzt sich der Tentakel, so erheben sie sich wie Falten und rücken bis zur gegenseitigen Berührung zusammen.

Leydig beschreibt das Ectoderm der Hydra als eine einfache Epithellage. Die cylindrischen oder keulenförmigen Zellen der Fussscheibe sollen gegen das orale Ende hin an Länge abnehmen und in die rundlichen flachen Zellen des Körpers und der Arme übergehen [1]. In diesen Zellen werden auch die Nesselkapseln erzeugt. Wenn er also auch die Zusammensetzung des Ectoderms aus zwei verschiedenen Geweben nicht erkannte, so scheint mir doch aus seinen Abbildungen mit Bestimmtheit hervorzugehen, dass er isolirte Zellen beider Gewebe gesehen hat. Die Figur 10 der Tafel (Fig. 8 des Textes) stellt einen grossen Zellkörper der Fussscheibe dar, welchem freilich jede Andeutung des Muskelfortsatzes fehlt; Fig. 9 (7) zeigt dagegen nicht die entsprechenden Zellen des Körpers, sondern einige Zellen des interstitiellen Gewebes. Der Irrthum ist leicht erklärlich, wenn man berücksichtigt, dass es Leydig bei seiner Untersuchung doch besonders nur darauf ankam, die histiologische Structur des Thiers im Grossen und Ganzen, ohne Rücksicht auf Einzelheiten und Eigenthümlichkeiten, aufzuklären, und dass er zu diesem Zweck seine Reagentien und besonders die Essigsäure in starken Lösungen angewandt hat, wie das damals, als man den grossen Werth der hohen Verdauungen noch wenig anerkannt hatte, allgemein gebräuchlich war. Dann erhält man zwar ein gutes Bild des zelligen Baus der Fussscheibe, aber am übrigen Körper werden die natürlichen Verhältnisse bis zur Unkenntlichkeit verändert. Nicht nur, dass durch die eintretende starke Con-

[1] l. c. p. 272.

traction die grossen Zellkörper sehr zusammen gepresst werden, bei ihrem bedeutenden Wassergehalte schrumpfen sie auch durch den Einfluss der Säure und werden von den Zellen des interstitiellen Gewebes, die wegen ihres festen Plasmas consistenter und formbeständiger sind, zerdrückt und verdeckt. Zerzupft man das so misshandelte Gewebe, so isolirt man als deutlich zellige Elemente freilich nur die grossen Zellkörper der Fussscheibe, deren Muskelfortsatz abgerissen ist, und Zellen des interstitiellen Gewebes und kann zu der Meinung kommen, dass ausser den letztern gar keine andern Zellen im Ectoderm des Körpers vorhanden wären. Die Schwierigkeit, dies Resultat der Praeparation mit dem Ansehen des Ectoderms am lebenden Thiere in Einklang zu bringen, wäre einem so ausgezeichneten Beobachter wie Leydig wol auch aufgefallen, wenn er nicht noch eine andere irrige Vorstellung vom Bau des Ectoderms gehabt hätte. Er glaubte nämlich, eine das Ectoderm überziehende homogene Cuticula wahrgenommen zu haben. »Es geht am lebenden Thier eine scharfe Contour über die Zellen als Grenzlinie weg, die bei der Contraction der Arme oder noch merklicher am Fusse an Dicke gewinnt und bei dem zuletzt genannten Körpertheil in starke Querfalten sich legt und dann etwa 0,0012 mm im Durchmesser hat. Auf der Fusscheibe scheint sie zu mangeln«[1]. Ich habe mich bestimmt überzeugt, dass solch eine Cuticula nicht vorhanden ist, und glaube in der Annahme nicht zu irren, dass Leydig die Basalsäume der grossen Zellkörper für ein besonderes structurloses Oberhäutchen und dem entsprechend die Vorwölbung derselben bei der Contraction für Faltenbildungen gehalten hat. Die Muskellamelle hat Leydig wol gesehen, er sagt aber nur: »Unterhalb der Zellenlage der Haut folgt abermals eine scharfe Linie, die auf eine homogene Membran bezogen werden kann, und die an der Fussscheibe am dicksten ist«[2].

Der Entdecker der Muskulatur der Hydren ist Kölliker. Seine Mittheilung ist jedoch aphoristisch und sollte durch eine ausführlichere Darstellung vervollständigt werden, die aber bis jetzt nicht erschienen ist. Er giebt an, die Muskelfasern »finden sich in allen Theilen des Körpers, sind 0,045 mm lange, feine, der Länge nach verlaufende Fäserchen, die zwischen beiden Epithellagen des Leibes ihren Sitz haben. Ich glaube ausserdem gefunden zu haben, ohne jedoch für einmal mit voller Bestimmtheit mich aussprechen zu können, dass jede Faser oder Fibrille einzeln für sich im Innern eines schmalen Basalfortsatzes der Zellen des Entoderms sich entwickelt. Diesem zufolge besitzt auch Hydra für die stärkeren Bewegungen besondere Elemente, immerhin wäre es leicht möglich, dass auch die Zellen der beiden Epithellagen, vor allem die der äussern Schicht, im Stande wären, langsam ihre Form zu verändern, wie dies schon Wright angedeutet hat«[3]. Auf der Tafel XVII Fig. 3 desselben Werks ist auch der Querschnitt eines in Chromsäure gehärteten Thiers abgebildet, auf dem man die in einer schmalen lichten Zone eingebetteten kreisförmigen Durchschnitte dieser muskulösen Elemente deutlich erkennt. Kölliker hat ihnen aber den Character selbständiger Zellen beigelegt, denn

[1] l. c. p. 275.
[2] l. c. p. 276.
[3] Icones histiologicae. II. Abtheilung, p. 105, 106. 1865.

er sagt an einer andern Stelle, bei allen Hydroidpolypen läge zwischen dem innern die verdauende Höhle begrenzenden und dem äussern die Oberfläche bekleidenden Epithel, wie es scheint, ohne Ausnahme eine Lage von Muskelzellen, die überall zuerst eine longitudinale ist[1]. Ich habe mich dagegen überzeugt, dass die contractilen Elemente von Hydra nicht besondere Zellen, sondern eigenthümlich angeordnete und mit einander verbundene Zellfortsätze sind und als solche stets in Zusammenhang mit den grossen Zellkörpern des Ectoderms bleiben.

Trotz des fundamentalen Gegensatzes der Ecker'schen Anschauung über den Bau des Hydrakörpers zu der meinigen, trotz der wesentlich abweichenden Auffassung, zu welcher ich durch meine Untersuchungen gegenüber Leydig gekommen bin, sind mir die betreffenden Arbeiten doch verständlich und der Würdigung zugänglich gewesen. Ich habe die Sicherheit gewonnen, dass unsere Meinungsdifferenzen allein auf Verschiedenheiten der Untersuchungsmethoden, welche, wie ich behaupten darf, bei beiden, besonders bei Ecker, unzugänglicher und unvollkommner waren als die meinigen, zurückzuführen sind. Anders steht es mit Reichert's Arbeit. Er hat die Ergebnisse der Vorarbeiten genau gekannt, er hat die meisten der technischen Hülfsmittel gebraucht, welche auch ich benutzt habe, und kommt doch zu Resultaten, die sich mit den meinigen auf keine Weise vereinigen lassen. Und zwar sind es nicht bloss seine Deutungen und Folgerungen, welche die Unvereinbarkeit begründen, sondern es ist die Darstellung des objectiven Thatbestandes.

Reichert beginnt mit der Beschreibung der contractilen Schicht (Ectoderm) der Tentakeln im ausgedehnten Zustande und, da er die Masse, in welcher die Nesselkapseln eingebettet sind, durchsichtig und ohne Contouren von Zellen oder Zellkernen findet, schliesst er schon ohne Weiteres: »die contractile Schicht darf also nicht als Epithel aufgefasst und dargestellt werden«[2]. Es dürfte Reichert, der sich lange genug mit der Histiologie abgegeben hat, doch unzweifelhaft bekannt sein, dass die Differenz der Brechungsexponenten verschiedener Gewebstheile, besonders zwischen Kernsubstanz und Plasma ausserordentlich oft zu gering ist, um durch unsere Microscope wahrgenommen zu werden. Im Gegensatz zu der ganzen heutigen Wissenschaft den Grundsatz aufstellen: was man am frischen Theil nicht sieht, ist überhaupt nicht da, heisse die Gewebelehre um mehr als ein Jahrhundert zurückversetzen.

Bei mässiger Contraction verändert sich das microscopische Bild, die contractile Schicht verdickt sich und die äussere Begrenzungslinie wird wellig; »dasselbe findet aber auch an der Berührungsfläche mit der Stützmembran statt und bewirkt, dass die zwischen Stützmembran und contractiler Schicht im optischen Querschnitt sichtbare Linie körnig erscheint«[3]. Das letztere verstehe ich nicht, ich weiss weder, was für ein Bild gemeint ist, noch wie durch die Verdickung und wellige Begrenzungslinien körnige Linien hervorgebracht werden sollen. Die Substanz erscheint jetzt auch auf der Flächenansicht granulirt: »Dieses körnige Ansehen kann

[1] Icones histiologicae. II. Abtheilung, p. 88.
[2] Ueber die contractile Substanz a. d. W. p. 247.
[3] ibid. p. 247.

demnach nur als optischer Ausdruck kleiner, durch die Contraction herbeigeführter papillenartiger Erhebungen angesehen werden«[1] — wirkliche Körnchen sollen nur hin und wieder in der Gegend der Fussscheibe vorkommen. Die betreffenden papillenartigen Erhebungen müssen aber sehr wunderbarer Natur sein, da sie nur in der Flächenansicht erscheinen, während bei der Seitenansicht, in welcher Hervorragungen an der Oberfläche doch deutlicher hervorzutreten pflegen, keine Spur von solchen aufzufinden ist.

Das Ectoderm des Fusses und der Fussscheibe soll im ausgedehnten Zustande auch durchaus homogen sein. Reichert giebt jedoch zu, dass man dann doch zuweilen polyedrische Felder sieht, die nicht auf die Grenzen der Entodermzellen bezogen werden können. Seine Erklärung dieses Bildes ist originell: »Die befestigten Endflächen der Zellen liefern ein sehr regelmässiges, einem Plattenepithel ähnliches Bild. Gleichzeitig oder auch nur bei geringer Senkung des Focus werden die Begrenzungslinien der Prismen unter einander sichtbar und combiniren sich zu einer gemeinhin weniger regelmässigen netzförmigen Zeichnung mit mehr in die Länge gezogenen Maschen«[2]. Da an den Basalflächen der Entodermzellen doch nur durch die Brechungsdifferenz ihrer Berührungslinien die netzförmige Zeichnung hervorgerufen wird und diese sich in den Seitenflächen bis an das freie Ende continuirlich fortsetzt, kann natürlich von, denselben Zellen angehörigen, getrennten, über einander liegenden Bildern gar keine Rede sein.

Die während der Contraction am Körper erscheinende Zeichnung des Ectoderms ist auch nach Reichert einem Epithel so ähnlich, dass »man nur mit Mühe von dem Gedanken sich losmachen kann, dass ein wirkliches Epithel vorliege«[3], kann aber doch wegen der Beschaffenheit der Schicht bei der Ausdehnung nicht ein solches sein und muss auf Contractionsformen der zusammenhängenden Substanz, namentlich auf die »papilläre Contractionsform«, bei welcher abgegrenzte rundliche Erhebungen entstehen, bezogen werden. Da die erwähnte Zeichnung an der Fussscheibe immer vorhanden ist, so schliesst Reichert ganz consequent, dass dieser Theil sich unausgesetzt im contrahirten Zustande befindet.

Nun nimmt Reichert auch Reagentien, besonders Chromsäure und Essigsäure, zu Hülfe und findet: »Unter Umständen, namentlich, wenn die contractile Substanz bei Erhärtung sich in papillenartigem Contractionszustande befand, erscheinen viele polyedrische Stücke von nahezu gleicher Grösse, die sich bei flüchtiger Beobachtung wie Epithelplättchen ausnehmen, wobei die Nesselorgane oder die Lücken, worin letztere gesessen haben, als Kerne gedeutet werden. Wer die Eigenschaften der contractilen Schicht im lebenden Zustande kennt und den Gang der Zerstückelung genau verfolgt hat, kann in einen solchen Irrthum nicht verfallen«[4]. Ueber den Gang der Zerstückelung wird weiter nichts als die sehr einfache Thatsache gemeldet, dass das

---

[1] Ueber die contractile Substanz a. d. W. p. 247.
[2] ibid. p. 250.
[3] ibid. p. 236.
[4] ibid. p. 257.

mit Säuren behandelte Gewebe bei Anwendung von Druck zuerst in grössere Parthieen, dann in die polyedrischen Plättchen und unter stärkerer Pressung schliesslich in körnerartige Stückchen zerfällt. Wie dies gegen den zelligen Bau des Ectoderms entscheiden soll, ist mir nicht zugänglich. Aber die Kerne fehlen. Was LEYDIG und Andere für Kerne hielten, sind Nesselkapseln oder die Lücken, die nach dem Herausfallen derselben nachbleiben. Nein — REICHERT weiss auch noch eine dritte Quelle des Irrthums aufzuschliessen: es können auch Nesselkapseln sein, bei denen der Faden noch nicht entwickelt ist [1]. Wirkliche Kerne sollen in Ectoderm nie vorkommen. Bei der Contraction dienen, sagt REICHERT, die Nesselorgane als Centra, um welche sich die contractile Masse ansammelt, die spangenförmigen Wülste der Tentakeln entstehen, indem Gruppen von Nesselorganen die Substanz aus ihrer Umgebung anziehen, während am Körper und Fuss einzelne Kapseln diese Rolle übernehmen, so dass die Masse des Ectoderms in stumpfe Kegel sich gruppirt, deren jeder »mit seiner breiten Basis der Stützmembran anliegt und an der abgerundeten freien Spitze das Nesselorgan trägt« [2]. Durch diese eigenthümliche Erscheinung ist die irrige Ansicht vom zelligen Bau des Ectoderms veranlasst worden. Gleich darauf führt REICHERT wieder aus, wie das beschriebene Verhalten der Nesselorgane nur eine von den Formen sei, unter welchen sich die Thätigkeit der contractilen Substanz zu erkennen gebe, und vielleicht auch etwas ganz Zufälliges sein könne, weil an der Fussscheibe die Nesselorgane gänzlich fehlen, trotzdem aber sein papillenartiger Contractionszustand hier immer vorhanden ist — ich möchte hinzufügen, abgesehen davon, dass nicht die Spur eines Grundes vorliegt, den Nesselkapseln eine anziehende Kraft auf das Plasma zu vindiciren, dass stets nur sehr vereinzelte Papillen auf ihrer Spitze eine Nesselkapsel tragen, der Regel nach diese aber zwischen den Zellgrenzen liegen. Interessant ist die Stelle, weil sie einen klaren Einblick in den Mechanismus REICHERT'scher Beweisführung giebt. Um einen Irrthum LEYDIG's wahrscheinlich zu machen und die Zellen für Contractionspapillen, deren Kerne für Nesselkapseln erklären zu können, braucht REICHERT durchaus die Behauptung, dass im Entoderm des lebenden Thiers kernhaltige Zellen wahrnehmbar seien: da nun Niemand diese Angabe gemacht hat, fingirt REICHERT sie einfach und widerlegt dann in seiner Weise, trotzdem er wissen musste, dass LEYDIG — auf den es doch nur ankommen kann — ausdrücklich hervorhebt, wie die Kerne des unverletzten Ectoderms nicht sichtbar sind und erst nach Einwirkung der Essigsäure erscheinen! Wie steht es nun mit diesen durch Säure deutlich gemachten Kernen, die sich in so grosser Zahl finden? Dass REICHERT sie gesehen hat, unterliegt um so weniger einem Zweifel, als er die unverkennbarsten Kerne in der Fig. 13 der Tafel VII selbst gezeichnet oder von Herrn DÖNITZ hat zeichnen lassen. Es sollen aber doch keine Kerne sein. Er hat sich entschlossen, auch diese Gebilde für Nesselkapseln zu erklären. Die Verwechselung der aus chitinartiger Substanz bestehenden, doppelt contourirten, einen aufgerollten Faden einschliessenden,

[1] Ueber die contractile Substanz. p. 251.
[2] ibid. p. 252.

birn- oder eiförmigen Kapseln mit den granulirten eiweisshaltigen Kernen, welche ein oder zwei Kernkörperchen enthalten, ist mit einem halbwegs brauchbaren Microscope kaum möglich, und jeder, der die Nesselkapseln einmal gesehen hat, wird zugeben, dass die als solche bezeichneten Körper der Fig. 13 Taf. VII, wenn sie nicht ganz falsch gezeichnet sind, keine Nesselkapseln sein können. Ein derartiges Versehen Leydig zuzumuthen ist gewiss etwas stark. Das hat Reichert denn wohl auch selbst gemerkt und sich daher noch die erwähnten beiden andern Auswege eröffnet. Die Lucken, welche beim Herausfallen der Nesselkapseln nachbleiben Taf. I Fig. 12 f., lassen sich als solche besonders, wenn man die Zeile hin und her bewegt, sehr leicht erkennen, und bei dem Mangel jedes Körpers, der ein Kernkörperchen vortäuschen könnte, ist nur eine absichtliche Verwechslung mit Kernen möglich. Bleiben noch die unentwickelten Nesselkapseln. Aber ebenso wenig wie in der ganzen Schrift der leicht erkennbare Bau der fertigen Nesselkapseln und ihr auffälliges optisches Verhalten erwähnt ist, ebenso wenig hat Reichert es zweckmässig gefunden, seine Beobachtungen über die Entwicklung der Nesselkapseln mitzutheilen oder die Dinge, von denen er als von Nesselkapseln, bei welchen der Faden noch nicht ausgebildet ist, spricht, abzubilden oder sonst irgendwie kenntlich zu machen. Ich bin überzeugt, dass er die unentwickelten Kapseln gar nicht gekannt hat, er hätte sonst einsehen müssen, dass sie fast noch weniger als die ausgebildeten Aehnlichkeit mit Kernen haben. Er hat wirkliche Kerne, ohne sich weiter um ihre Genese und ihr Verhältniss zu den Nesselkapseln zu kümmern, einfach als Nesselorgane mit unentwickelten Fäden bezeichnet und damit die Verwirrung vollendet, die nothwendig war, um zu dem Resultat zu gelangen, dass das Entoderm der Hydra aus einer continuirlichen Masse contractiler Substanz besteht.

Die Muskelfortsätze hat Reichert theilweise gesehen und richtig erkannt, dass sie in Zusammenhang mit dem Ectoderm stehen. An Flächenansichten von Chromsäurepräparaten und mit Essigsäure behandelten Querschnitten des lebenden Thiers will er sich jedoch überzeugt haben, dass der Verlauf der Fasern ein vorherrschend radiärer, von der Aussenfläche der contractilen Schicht zu seiner Stützlamelle, ist. Der Character einer Muskulatur dürfte ihnen nicht zuerkannt werden, und weil man sie am lebenden Thier während der Ausdehnung nicht bemerken kann, durften sie auch nicht fixe Bildungen sein, sondern zeitweilig an der Innenfläche der äussern Schicht auftretende papilläre Contractionsformen oder Pseudopodien. Die Schicht, welche ich als Muskellamelle beschrieben habe, wird für eine structurlose, weiche und elastische »Stutzmembran«, die als eine Art inneres »Skelet« aufzufassen ist, erklärt. Ich verweise dem gegenuber auf meine Darstellung und auf das Object selbst.

Auf das neueste Werk der Reichert'schen Muse einzugehen, in welchem den Bryozoen die längst bekannte Muskulatur, das Nervensystem und das Hautepithel abgestritten werden — auch der Korper der Bryozoen soll nur im Verlauf des Darmkanals und an den Tentakeln aus einem Epithel bestehen, während alles übrige contractile Substanz, oder wie sie jetzt heisst,

»protozootische Substanz«* ist — dazu liegt wol keine Veranlassung vor. Um so weniger, als hier mit Thatsachen nicht mehr zu streiten ist und der Angriff sich gegen den Autor richten müsste.

Wie über den Bau der Hydra, so haben sich auch die Ansichten über die physiologischen Leistungen der Körpertheile und speciell über den Sitz der activen Beweglichkeit sehr verschieden gestaltet. ECKER, der das Thier für eine zusammenhängende Sarcodemasse hielt, nimmt dem entsprechend die Contractilität aller Theile an, jedoch sollte diese Eigenschaft in höherm Grade der grünen Schicht (dem Entoderm also) zukommen. Er schliesst dies aus der Beobachtung, dass von den durch Zerreissen isolirten Stückchen jene, welche grüne Farbkörner enthalten, die lebhaftesten amoeboiden Bewegungen zeigen [1]. LEYDIG geht weiter und bezeichnet entschieden das Entoderm als das allein contractile Gewebe, an dessen Bewegungen das Ectoderm nur passiv Theil nimmt. Von dem ersten heisst es dann weiter: »Es nehmen diese Zellen unsere Aufmerksamkeit desshalb besonders in Anspruch, weil die eigentlich contractile Substanz in Form eines halbflüssigen Zellinhaltes auftritt. Mir will es nämlich vorkommen, als ob die mit einander verschmolzenen Zellenwände lediglich elastisch wären, der wasserklare Inhalt aber die allein kontractionsfähige Substanz sei« [2]. In seinem Handbuch der Histologie nennt LEYDIG denn auch das Entodermepithel der Hydra ein Muskelgewebe, dessen Zellen in der Blasenform verharren [3]. Dies ist schon desshalb incorrect, weil das Entoderm in unzweifelhafter Beziehung zur Nahrungsaufnahme steht, indem es die Resorption vollzieht. Ein flimmerndes Gewebe, das Nahrungssäfte und Excrete liefert, kann nicht als Muskel bezeichnet werden, selbst wenn die Formveränderungen seiner Zellen ausschliesslich die Bewegungen des Körpers bedingten. Gewiss ist LEYDIG auch darin im Irrthum, dass er im Inhalt der Entodermzellen das activ bewegliche Element sucht. Welche Erscheinungen am unverletzten Thier ihn zu dieser Annahme verleitet haben, weiss ich nicht — mir ist im Gegentheil aufgefallen, dass bei diesem gar keine Anhaltspunkte gegeben sind, die Activität der einen oder der andern Schicht zuzusprechen — und was er aus den Veränderungen isolirter Gewebstheile schliesst, ist nicht haltbar. Die amoeboiden Körper sind nicht, wie LEYDIG glaubt, der ausgetretene Inhalt der Entodermzellen, »der zufällig allerlei Anderes, was beim Zerreissen des Thieres ebenfalls frei werden kann, wie die gefärbten Körnchen und selbst Nesselorgane einschliesst«, sondern sie sind, wie ich gezeigt habe, losgerissene Zellen sowol des Entoderms als auch des Ectoderms, oder abgelöste Plasmastückchen, die Vacuolen enthalten. Die contractile Substanz LEYDIG's ist Nichts als Wasser. Davon abgesehen ist noch zu bemerken, dass die amoeboiden Bewegungen jener Körper beim unverletzten Thier sicher nicht vorkommen, also wol nur durch den widernatürlichen allseitigen

---

* »eine histologische Substanz, die in der organologischen Plastik unter verschiedener äusserer Form gleichsam verarbeitet sich darstellt«. Vergleichende anatomische Untersuchungen über Zoobotryon pellucidus, p. 302.

[1] Zeitschr. f. wiss. Zool. B. I, p. 234.

[2] Müller's Archiv 1854, p. 278.

[3] p. 186.

Contact mit dem Wasser bewirkt werden — sei es, dass der Reiz des Wassers vitale Reactionen hervorruft, sei es, dass die Formveränderungen Erscheinungen des Absterbens sind, ein Ausdruck der Zersetzungsvorgänge im Plasma — und daher auch nicht ohne Weiteres in Beziehung zu den normalen Bewegungen des Thiers gebracht werden dürfen.

Indem Kölliker die Fasern, welche er zwischen Ectoderm und Entoderm aufgefunden hatte, als muskulöse Elemente deutete, entschied er die Frage in einer eben so sehr von der Auffassung Ecker's wie von jener Ansicht, die Leydig vertrat, abweichenden Weise: wenn er immerhin auch das Zugeständniss machte, dass die Fasern vielleicht nur die stärkeren Bewegungen ausführten, wogegen langsamere Formveränderungen des Körpers auch durch die Epithelien des Entoderms und besonders des Ectoderms bewerkstelligt werden könnten. Indessen lässt die Darstellung Kölliker's etwaigen Zweifeln doch zu grossen Spielraum. Die Fasern, welche er beschreibt, zeigen mit unzweifelhaften Muskelelementen nicht die genügende Uebereinstimmung der Form und des Baues, um einen Analogieschluss auf ihre Function von vorn herein gerechtfertigt erscheinen zu lassen. Um über ihre Natur ins Klare zu kommen, erscheint der Nachweis ihrer physiologischen Leistung nothwendig, und einen solchen hat Kölliker nicht geliefert. Es ist daher erklärlich, wenn Reichert in den Fortsätzen unter keinen Umständen bevorzugte Bewegungsorgane sehen will, wobei er sich auf seine freilich unrichtige Beobachtung stützt, dass der Verlauf der betreffenden Fasern vorherrschend radiär ist. Sie sollen nur zur Befestigung der äussern Schicht an die (fast flüssige!) Stützlamelle dienen und die mögliche Ablösung derselben bei der Contraction verhindern. Durch die morphologische Deutung, welche Reichert dem Ectoderm giebt, ist dessen Function als Bewegungsorgan praejudicirt. Die Beobachtungen aber, welche Reichert zur Stütze seiner Ansicht vorbringt, sind werthlos. Die Papillen und Wülste, die bei der Contraction am Ectoderm hervortreten, können gewiss ebenso gut durch Compression wie durch eigene vitale Thätigkeit ihrer Substanz erzeugt werden, und was er sonst von Pseudopodien sagt, welche an der Oberfläche des Ectoderms entstehen, ist unrichtig. Am Tentakel sah er, jedoch nur ein einziges Mal, eine Pseudopodie, welche auf ihrer Spitze eine Nesselkapsel trug. Ich habe solche Fortsätze, die immer nur in Zusammenhang mit Nesselkapseln entstehen, häufig genug vor Augen gehabt — sie sind aber nichts weniger als Pseudopodien, sondern die Ueberreste der Bildungszelle der Kapsel, die mit dieser zusammen heraus gepresst sind, aber dem Körper noch adhäriren und, indem sie bei den Bewegungen des Thiers fadenförmig ausgezogen werden, entweder reissen oder sich im Wasser auflösen. Ebenso entstehen die angeblichen Pseudopodien an der Fussscheibe nur dadurch, dass die festhaftenden Flächen des zähen Zellplasmas bei plötzlicher Zerrung sich in Spitzen ausdehnen.

Ich legte meinen Untersuchungen ein einfaches Experiment zu Grunde. Bei den Bewegungen des unverletzten Thiers gehen die Formveränderungen der Gewebe der Körperwandung meist so vollkommen gleichzeitig und gleichmässig vor sich, dass, wie gesagt, absolut keine Verschiedenheit im Verhalten der Schichten zu erkennen ist. Vorausgesetzt, dass eine

solche dennoch besteht, indem nur die eine Schicht sich activ contrahirt, während die andere bloss comprimirt wird, muss die Verbindung beider in der Weise stattfinden, dass der Druckwiderstand der comprimirten Theile sehr vollständig und schnell überwunden werden kann, und in der Form der Bewegung gar nicht zum Ausdruck gelangt. Denn sonst würde nicht nur eine Verkürzung in der Richtung der Kraft, sondern gleichzeitig auch eine Krümmung der passiven Schicht erfolgen. Es erschien mir wahrscheinlich, dass die Krümmung am Körper durch die feste Verbindung des Ectoderms mit dem Entoderm an der Mundöffnung und an der Fussscheibe verhindert werde. Ich durchschnitt daher das Thier unterhalb der Tentakelansätze und oberhalb der Fussscheibe und erhielt so einen cylindrischen Körper, an dessen beiden Enden Entoderm und Ectoderm freilagen. Das Stück dehnte sich bald vollkommen aus, und es konnte constatirt werden, dass die Schnittflächen beider Blätter sich in derselben Ebene befanden. Nun reizte ich den Körper an dem einen Ende mit einer Nadel; es erfolgte schnell eine starke Contraction, aber sie ging nicht wie am unverletzten Thier vor sich, das Entoderm nahm nicht in gleicher Weise an der Verkürzung des Ectoderms Theil, sondern schlug sich in Form einer Ringfalte nach aussen über und bildete so eine Duplicatur, welche mehr als den vierten Theil der Länge des ganzen contrahirten Stückes ausmachte. In andern Fällen löste sich bei der Contraction sogar die Verbindung beider Blätter an der Schnittfläche, und indem das Entoderm sich zusammenzog, lief es über das Entoderm hinweg, so dass dieses unverkürzt blieb und in grösserer Ausdehnung bloss gelegt wurde. Bei Wiederholung dieses Versuchs stellte sich jedoch heraus, dass es nicht immer das Entoderm war, das sich an der Verkürzung des Körpers unvollständig betheiligte, sondern noch häufiger stülpte sich bei der Contraction das Ectoderm mehr oder weniger tief in die Leibeshöhle hinein, wodurch das Ende eine knopfförmig aufgetriebene Form erhielt. Es geht hieraus hervor, dass unter den gegebenen Umständen sich die beiden Schichten bei der Zusammenziehung des Körpers allerdings nicht gleichmässig betheiligen und zwar bald das Ectoderm stärker contrahirt erscheint, während das Entoderm das Bestreben zeigt, seine anfängliche Ausdehnung beizubehalten, bald wieder umgekehrt das letztere der mehr verkürzte Theil ist. Diese Thatsache entscheidet gegen Leydig und Reichert, da sie beweist, dass weder das Entoderm noch das Ectoderm im ausschliesslichen Besitz der Contractilität sein können; dagegen lässt sich nicht leugnen, dass sie für sich genommen die Möglichkeit der Ecker'schen Ansicht nicht völlig ausschliesst. Man wäre dann aber genöthigt, zuzugeben, dass, trotz der gleichen Contractionsfähigkeit, doch zur Zeit immer nur eins der beiden Blätter thätig ist, und dass unter Umständen, die so weit die Controle reicht, als wesentlich gleichartig betrachtet werden müssen, bald nur das Entoderm, bald wieder nur das Ectoderm auf den Reiz reagirt. Die grosse Unwahrscheinlichkeit eines solchen Verhaltens wird aber ausserdem noch in so erheblichem Maasse verstärkt durch die anatomischen Thatsachen, wonach das Entoderm, seines ausgesprochen epithelischen Characters und des eigenthümlichen Baues seiner Zellen wegen, zur Bewirkung der energischen Bewegungen, die das Thier ausführt, durchaus unfähig erscheint, dass es unmöglich ist, die

ECKER'sche Ansicht aufrecht zu erhalten. Dann bleibt nur die Möglichkeit übrig, dass die Bewegungen des Entoderms und auch des Ectoderms bei der Verkürzung des Körpers immer passive sind und hervorgerufen werden durch active Contraction eines zwischen beiden eingeschalteten Körpertheils, der Muskellamelle. Indem die Fasern derselben sich zusammenziehen, entsteht eine Verschiebung der Masse beider Blätter, die gerade in der Richtung der Kraft und mit gleichzeitiger Annäherung und Grössenzunahme im Dickendurchmesser erfolgen muss, weil der Zug, den das Entoderm nach aussen und das Ectoderm nach innen erleidet, durch die feste Verbindung beider Blätter aufgehoben wird. Wo diese zerstört wird, treten dann natürlich auch Krümmungen ein. Der Grund, weswegen am ausgeschnittenen Stück einmal die Krümmung des innern Blattes, ein anderes Mal die des äussern stattfindet, scheint einerseits in der Art der Schnittführung zu liegen, andererseits ist die Beschaffenheit der Gewebe verschiedener Individuen sehr verschieden: bei Thieren, welche vor kurzem reichliche Nahrung aufgenommen haben, sind die Zellen des Entoderms sehr stark mit den festen Producten des Stoffwechsels angefüllt, wodurch sie weniger verschiebbar werden und das Blatt sich eher krümmt und umschlägt, als dass es gerade der Richtung des Zuges der Muskelfasern folgt; bei andern ist das feste interstitielle Gewebe im Ectoderm sehr mächtig entwickelt und besonders in Folge der Einlagerung zahlreicher Nesselkapseln schwerer comprimirbar. Am unverletzten Thier können diese Differenzen wegen des antagonistischen Verhältnisses der beiden Schichten nicht zur Geltung kommen.

Wenn ich somit zur Bestätigung von KÖLLIKER's Ansicht gelangt bin, gewinnt die Thatsache doch eine wesentlich verschiedene Bedeutung. KÖLLIKER sieht in dem Ectoderm ein Epithel und hält die contractilen Elemente für faserförmige Muskelzellen. Dies ist, wie ich nachwies, nicht richtig, sondern die Muskellamelle besteht aus Zellfortsätzen, die stets in Zusammenhang mit den grossen Zellkörpern des Ectoderms bleiben und unter einander durch ein reichliches Bindemittel zu einer Membran vereinigt sind. Aus dem Vorhergehenden ist aber klar, dass nur die Fortsätze Contractilität besitzen, die dazu gehörigen Zellkörper dagegen bei den Bewegungen sich passiv verhalten. Man kann daher auch nicht die ganze Zelle als Muskelzelle auffassen. Wie soll man sie dann aber deuten? Ich glaube nicht, dass man berechtigt ist, das aus ihnen zusammengesetzte Gewebe morphologisch einem der bekannten Gewebe anderer Thiere gleichzusetzen oder ihm physiologisch nur eine Function zuzuerkennen: es erscheint mir am consequentesten und allein den Thatsachen entsprechend, das betreffende Gewebe des Ectoderms der Hydra als den niedrigsten Entwicklungszustand des Nerven-Muskelsystems zu betrachten, in welchem eine anatomische Sonderung der beiden Systeme in der Weise, wie sie bei allen höhern Thieren vorkommt, noch nicht stattgefunden hat, sondern jede einzelne Zelle die Trägerin jener doppelten Function ist, indem die Theile derselben, die als lange Fortsätze in der Mitte der Körperwandung verlaufen, contractil sind und als Muskel functioniren, während der Zellkörper, von welchem sie ausgehen, der in unmittelbarer Berührung mit dem umgebenden Medium steht, Reize leitet und durch Uebertragung derselben

auf die Fortsätze die Contractionen dieser auslöst, d. h. als motorischer Nerv wirkt. Ich schlage daher vor, diese Zellen Neuromuskelzellen zu nennen.

Je mehr sich die genaue microscopische Analyse über alle Classen des Thierreichs ausgebreitet hat, desto bestimmter hat sich herausgestellt, dass überall. wo eine Muskulatur in die Organisation des Körpers eingreift, auch ein Nervensystem entwickelt ist. Es giebt weder Thiere, die Muskeln haben und der Nerven entbehren, noch solche, die ein Nervensystem ohne Muskulatur besitzen. Die einzige Ausnahme, welche man mit einem gewissen Maasse von Berechtigung diesem Gesetz entgegenstellen könnte, bieten die Vorticellen das, deren Stiel in der Art seiner Function einer Muskelfaser allerdings nicht unähnlich erscheint. Jedoch ist die Genese des Körpers der Infusorien nnd speciell der Vorticellen gänzlich unbekannt. ja wir wissen nicht einmal, ob sie einzellige oder vielzellige Organismen sind; es fehlt also jede Möglichkeit der morphologischen Werthschätzung ihrer Organe und des Vergleichs mit andern Thieren. Es war daher nicht allein die functionelle Abhängigkeit beider Systeme von einander, sondern auch ihre sich als Thatsache ergebende morphologische Zusammengehörigkeit, was die Frage nach der Art der Verbindung von Nerv und Muskel, welche gewöhnlich als die Frage nach der motorischen Nervenendigung gefasst wird, zu einer ebenso nahe liegenden wie wichtigen machte und in den letzten dreissig Jahren eine lange Reihe von Untersuchungen hervorrief. Leider beschränken sich dieselben mit geringen Ausnahmen auf Wirbelthiere und Arthropoden. Im Allgemeinen lässt sich von diesen Arbeiten sagen, dass sie einen innigern Zusammenhang zwischen Nerv und Muskel nachgewiesen haben, als früher angenommen wurde, und so vielfach sie auch unter einander in Widerspruch stehen. kann doch für die quergestreifte Muskulatur als festgestellt betrachtet werden: 1. der grosse Reichthum an Nervenenden und die häufigen Theilungen der Axencylinder, 2. der continuirliche Uebergang der Nervenscheide in das Sarcolemm, 3. die unmittelbare Berührung der Substanz des Nerven mit jener der Muskelfaser. Die wichtigste Frage, ob diese Berührung weiterhin in eine wirkliche Continuität übergeht, oder ob die Nerven mit bestimmt abgegrenzten Enden aufhören, scheint mir dagegen zur Zeit noch nicht entschieden. Die Meinungen darüber haben hin und her geschwankt, bis neuerdings besonders Kühne in entschiedenster Weise für die letztere Ansicht eingetreten ist. Er lehrt, dass nicht nur keine Verschmelzung der Substanzen stattfindet, sondern, dass auch die Nervenendigungen immer nur der Oberfläche des Muskelfadens aufliegen und nie in das Innere desselben hineindringen. Seine Beweise sind jedoch nicht unangreifbar. wenn auch zugegeben werden muss, dass das Verhalten der Nervenenden im Froschmuskel, wie er es schildert, von nicht geringem Gewicht für seine Auffassung ist. Was er aber als physiologischen Beweis gegen die Continuität vorbringt, dass nämlich die Erregung nur vom Nerv auf den Muskel, jedoch nicht umgekehrt von diesem auf jenen übertragen werden kann. scheint mir ausser allem Zusammenhang mit der in Rede stehenden Frage.

Bei den glatten Muskeln ist man übereinstimmend zu einem andern Resultat gekommen: hier dringen die feinen Verzweigungen der Axencylinder in die contractile Substanz ein. sollen

diese durchsetzen und sich weiter bis in die Kerne oder selbst bis in die Kernkörperchen verfolgen lassen — Verhältnisse, die eine viel innigere Verbindung des leitenden und contractilen Gewebes bekunden, als Kühne für die quergestreiften Muskeln zugeben möchte, aber über Endigung oder Vereinigung auch noch keinen genügenden Aufschluss geben.

Es ist eine überraschende Thatsache, dass die Ansichten über die physiologische Zusammengehörigkeit von Nerv und Muskel sich in einem ganz ähnlichen Zustande befinden. Nachdem Haller die Frage nach der Irritabilität des Muskels aufgeworfen und bejahend beantwortet hatte, herrschte diese Lehre, bis seine Beweise, besonders durch den Nachweis der vollkommnen Innervation jener Theile, welche Haller für nervenlos gehalten hatte, ihre überzeugende Kraft verloren. Dazu kamen noch physiologische Thatsachen, die sehr bestimmt auf die Abhängigkeit der Muskelzuckung von der Erregung der Nerven hinweisen, und genügend erscheinen, die Irritabilitätslehre ganz fallen zu lassen. In letzter Zeit trat wiederum eine Reaction zu Gunsten derselben ein, und im Augenblick gehört wol die grosse Mehrzahl der Physiologen zu entschiedenen Vertheidigern der selbständigen Erregbarkeit des Muskels. Indessen ist nicht zu verkennen, und dies wird auch ziemlich allgemein zugestanden, dass ein unantastbarer Beweis noch nicht geliefert ist. So schlagend auch einige Versuche dem ersten Blick entgegentreten, können sie zu einem sichern Schluss doch nicht führen, weil das Verhalten der Endverzweigungen der Nerven, speciell das jenes unterhalb des Sarcolemms gelegenen Theils, sich bisher der Controle entzogen hat, und erfahrungsmässig feststeht, dass der Effect eines und desselben Agens auf die verschiedenen Districte des Nervensystems sehr verschieden ausfallen kann. Immerhin unterliegt es keiner Frage, dass vom Standpunkt der heutigen Experimentalphysiologie aus die Irritabilitätslehre besser begründet erscheint als die gegentheilige Behauptung, der zufolge das Zustandekommen der Muskelzuckung unabänderlich an die Nervenerregung gebunden ist. Daran zweifelt dagegen Niemand, dass innerhalb der Bedingungen, welche im unverletzten Körper — der höhern Thiere wenigstens — gegeben sind, die Thätigkeit der Muskeln immer in causaler Abhängigkeit von der Erregung der motorischen Nerven steht. Diese Thatsache, so bedeutungsvoll sie auch ist, beeinträchtigt den grossen principiellen Werth der experimentellen Untersuchungen der isolirten Gewebe natürlich nicht im Geringsten. Wäre nachgewiesen, dass bloss gewisse accidentelle Einrichtungen im Körper der höhern Thiere das Zustandekommen der directen Reizung der Muskeln verhindern, während der Muskel an sich irritabel ist, so wäre der Fall eines Thiers mit ausgebildeter Muskulatur ohne Nervensystem gar nicht besonders wunderbar: stünde dagegen andererseits fest, dass die Zuckung immer nur der Ausdruck des auf den Muskel übertragenen Zustandes der Nervenerregung ist, dann wäre consequenterweise eine Muskulatur ohne Nerven überhaupt nicht denkbar.

Ich habe die Ansichten über die Endigungen der motorischen Nerven der höhern Thiere und die Irritabilitätslehre hier berührt, um zu zeigen, dass sowohl die Art der Verbindung von Nerv und Muskel als auch ihre physiologische Zusammengehörigkeit als offene Fragen be-

trachtet werden können und ein Praejudiz nach keiner Seite vorliegt. Was feststeht, ist nur der innige Zusammenhang beider Gewebe und ihr gleichzeitiges Auftreten im Körper aller bis jetzt genau untersuchten Thiere. Wenn wir uns nun mit dieser Thatsache auf den Standpunkt der Descendenztheorie stellen, entsteht die Frage: Auf welche Weise haben Muskel und Nerv sich entwickelt? Wie differenzirten sich aus den Geweben muskel- und nervenloser Thiere Organe, von denen das eine nur die Function einer bestimmten Bewegung übernimmt, während das andere nur Reize leitet und überträgt?

Die vergleichende Anatomie hat uns bisher ohne Antwort gelassen. Der Bau des Muskelgewebes und der dazu gehörigen Nerven erscheint, so weit die Erfahrungen reichen, bei allen Thierklassen wesentlich übereinstimmend, und wenn man wol auch einzelne Verschiedenheiten gefunden hat, so sind doch Formen, die als entschieden niedrigere oder ursprüngliche Ausbildungszustände angesprochen werden könnten, nicht bekannt. Auch die Geschichte der individuellen Entwicklung vermag keinen Aufschluss zu geben. Die wichtigste Arbeit ist die von HENSEN über die Entwicklung des Gewebes und der Nerven im Schwanz der Froschlarve [1]. Zwar hat HENSEN die Muskelnerven gar nicht berücksichtigt und auch die Entstehung der Nerven, die zu den Epithelien gehen, nicht direct beobachtet, aber die Verhältnisse, welche er an den jungen Geweben constatirte, besonders die Verbreitung der Nervenfasern, veranlassten ihn, in Opposition zu treten gegen die ältere Ansicht, nach welcher ein Auswachsen der Nerven von den Centralorganen zu den Endapparaten hin stattfinden soll. Er stellt dagegen als Vermuthung auf, »dass die Endzelle der Nerven zu keiner Zeit von dem Ursprungsganglion getrennt ist, d. h. dass die ersten Zellen des Rückenmarks sich bei ihrer Theilung nicht vollständig von einander trennen, sondern durch einen Faden, den Nerven, stets mit einander im Zusammenhang bleiben« [2]. Trotz der etwas misslichen unvollkommnen Trennungen lässt sich nicht leugnen, dass die Hypothese in Bezug auf die Entstehung der Nervenstämme und der peripherischen Ganglien nicht allein den Thatsachen nicht widerspricht, sondern dieselben auch besser erklären könnte als die andere Ansicht. Auf die Entstehung der Verbindung der Nerven mit Epithelien und Muskeln kann ich sie dagegen nicht für anwendbar halten, weil es nicht möglich ist, alle Gewebe, welche mit Nerven versehen sind, durch unvollständige Theilung von den Ganglienzellen des Rückenmarks sich entwickeln zu lassen. Bei diesem Mangel empirischer Anhaltspunkte bleibt uns Nichts übrig, als die Möglichkeiten, welche für das Entstehen des vereinigten Muskel-Nervensystems gedacht werden können, in's Auge zu fassen.

Man könnte meinen, es hätten sich bei niederen Thieren zuerst Muskeln für sich allein entwickelt, und diese wären dann später in Verbindung mit andern Gewebstheilen getreten, welche, indem sie ihre bisherige Function aufgaben, sich zu motorischen Nerven umbildeten. Abgesehen davon, dass eine solche Annahme von der unerwiesenen Prämisse der Irritabilität

[1] Virchow's Archiv. 31. Band, p. 51.
[2] Ibid. p. 67.

ausgeht, scheint sie ohne jede, wenn auch nur indirecte, thatsächliche Stütze, und obendrein bedürfte sie noch einer weitern Hypothese in Bezug auf den Vorgang des Zusammentretens der präexistirenden Muskulatur mit dem in Abhängigkeit von ihr enstehenden Nervensystem.

Andererseits lässt sich annehmen, dass contractile und leitende Gewebstheile gleichzeitig und zwar in ursprünglichem Zusammenhange und functioneller Abhängigkeit von einander entstanden — mit andern Worten, dass aus den einzelnen indifferenten reizbaren und beweglichen Zellen einer Körperschicht ein primitives Nervenmuskelsystem hervorging, indem sich in jeder Zelle die Function der Bewegung auf einen Theil ausschliesslich übertrug, welcher dadurch, dass seine Bewegungen sich auf den einen Modus der Verkürzung des Längsdurchmessers mit proportionaler Zunahme des Querschnitts beschränkten, zu einer Muskelfaser wurde. während der andere Theil derselben Zelle die Fähigkeit ausgiebiger Formveränderung verlor. dafür aber in besonderm Maasse die Eigenschaft erhielt, Reize zu leiten und durch Uebertragung seines Erregungszustandes auf den muskulösen Theil die specifische Bewegung desselben auszulösen. Hieraus könnten die anatomischen und physiologischen Beziehungen des Muskel- und Nervensystems auch der höhern Thiere wol erklärt werden, und die Annahme hätte noch den grossen Vorzug, die Entwicklung der Functionen dieser specialisirten Gewebe direct ohne alle Zwischenglieder auf die fundamentalen Eigenschaften des indifferenten Plasmas zurückzuführen.

Aber mit derartigen Hypothesen ist nicht viel gewonnen — eigentlich besteht ihr ganzer Werth darin, dass sie die Untersuchung auf bestimmte Bahnen leiten. In anderm Licht erscheinen sie dagegen, sobald sie sich auf Thatsachen gründen. Und diese glaube ich bei der Hydra gefunden zu haben. Das Thier scheint keine Spur eines gesonderten Nervensystems zu haben, besitzt jedoch eine morphologisch und physiologisch streng characterisirte Muskulatur in Form von Fasern, die inmitten der Körperwandung verlaufen. Diese Fasern sind aber nichts anderes als Fortsätze der grossen Zellkörper des Ectoderms. Die letztern sind nachweisbar nicht contractil. Sie bilden die äussere Begrenzung des Körpers, stehen also in unmittelbarem Contact mit der Aussenwelt. Alle Reize, die von aussen her wirken, treffen daher den nicht contractilen Theil der Zelle direct und können nur durch seine Vermittlung auf die im Innern des Körpers ganz geschützt gelegenen contractilen Fortsätze übergehen. Diese Verhältnisse gestatten keine andere Auffassung als die, in dem nach aussen gelegenen nicht contractilen Zellkörper den Leitungsapparat für seine muskulösen Fortsätze, d. h. das motorische Nervenelement zu erblicken und die ganze Zelle als primitive Neuromuskelzelle zu bezeichnen. Es kann daher von einem besondern Muskel- oder Nervensystem bei Hydra nicht die Rede sein: beide Systeme erscheinen in dieser niedrigen Ausbildungsform als untrennbare morphologische Einheit.

Ob nun, wie ich glaube, das Neuromuskelgewebe der Hydra als Ausgangspunkt der complicirten und scheinbar so verschiedenartigen Muskulatur und des motorischen Nervensystems der höhern Thiere zu betrachten ist, ob auch bei diesen beide Gewebe als ein einziges System. die

Muskeln als die contractilen Endausbreitungen der Nerven aufzufassen sind, darüber werden weitere Untersuchungen die sichere Entscheidung zu bringen haben. Wenn man an der unbestreitbaren Homologie des Ectoderms der Coelenteraten mit dem äussern Blatt der Embryonen höherer Thiere festhält, kann man nur erwarten, dass auch bei diesen der primäre Vorgang die Bildung eines einheitlichen Nervenmuskelsystems ist. Und von da aus liesse sich die Entstehung der Centralorgane und der sensiblen Nerven wol erklären. —

Fassen wir die vorliegenden Untersuchungen kurz zusammen, so ergiebt sich als Resultat: Das Entoderm des Hydra, welches die Höhlungen des Körpers überall auskleidet, ist ein einschichtiges Geisselepithel, das Verdauungssäfte liefert, die gelösten Nahrungsstoffe resorbirt, umsetzt und Auswurfsstoffe ausscheidet, wahrscheinlich auch den Gasaustausch besorgt; das Ectoderm besteht aus zwei Geweben, aus dem Neuromuskelgewebe und dem interstitiellen Gewebe; das letztere bildet in seinen Zellen die Nesselkapseln, und aus ihm gehen die Geschlechtsorgane hervor. Beide Gewebe sind keine Epithelien. — Der gänzliche Mangel eines äussern Epithels muss sehr auffallend erscheinen, und ich gestehe, dass dieser Umstand mich selbst gegen meine Auffassung des Ectoderms misstrauisch machte. Die Entwicklungsgeschichte löste das Räthsel. Ganz ebenso wie bei den höhern Thieren entsteht bei Hydra als erste Differenzirung des gefurchten Keimes eine äussere Epithelschicht (Hornblatt). Diese verwandelt sich in die bekannte sogenannte Eischale und wird beim Ausschlüpfen des jungen Thieres abgeworfen.

Entwicklungsgeschichte.

Die am frühesten erkannte und am häufigsten beobachtete Fortpflanzungsweise der Hydren ist die ungeschlechtliche durch Knospen. An irgend einer Stelle des Magentheils des Körpers entsteht, ohne dass eine merkliche Veränderung in der Beschaffenheit der Gewebe vorhergeht, eine anfänglich niedrige kegelförmige, bei weiterem Wachsthum cylindrische Ausstülpung der ganzen Wand. Hat diese eine gewisse Grösse erreicht, so bilden sich an ihrem blinden Ende zuerst ein oder zwei, dann in unregelmässiger Aufeinanderfolge mehr kleine hohle Fortsätze, welche zu Tentakeln auswachsen. Hierauf erhält die Knospe eine Mundöffnung, indem die zwischen den Tentakeln gelegene Wand durchbrochen wird. Währenddessen bleibt die Communication zwischen den Leibeshöhlen des Mutter- und Tochterthiers eine völlig freie, und die Nahrung dringt von dem einen Schlauch in den andern. Ist die Nahrung

reichlich, so entwickeln sich gleichzeitig oder in kurzen Zwischenräumen bis fünf Knospen, an diesen vollzieht sich derselbe Process, ohne seinen Abschluss erreicht zu haben, und es kommt zu Stockbildungen, die in einer beträchtlichen Anzahl von Individuen zwei bis vier Generationen repräsentiren. Allmählich beginnt die Abtrennung. Die Verbindungsstellen der Einzelthiere scheinen in der Ernährung gestört zu werden, es zeigt sich eine ringförmige Verdünnung, welche nach innen vorschreitend den Verbindungscanal einschnürt und endlich das Abfallen der Knospe herbeiführt. Die Communicationsöffnung wird dabei vollkommen geschlossen, sodass auch die jüngsten eben frei gewordenen Thiere keine Oeffnung in der Fussscheibe haben.

Unter günstigen Umständen verläuft die Entwicklung in zwei bis drei Tagen, dagegen habe ich in Gläsern, in welchen sehr wenig Nahrung sich vorfand, Stöcke länger als ein halbes Jahr im Zusammenhang erhalten. Es zeigte sich hier eine eigenthümliche Erscheinung. Ich setzte die sehr grossen und kräftigen, reichlich knospenden Exemplare von H. viridis im October 1869 ein. Fast keine der Knospen löste sich, und doch war nach einigen Wochen die Individuenzahl der Stöcke merklich kleiner geworden. Bei aufmerksamer Beobachtung fand sich, dass ein vollkommner Schwund der Knospen eintrat, während das Mutterthier kaum merklich an Grösse abnahm. Die Reduction begann mit einer Verkürzung des Knospenleibes, welche im weitern Verlauf wunderbare Monstrositäten hervorrief: an Stelle der cylindrischen Knospen sassen dem Leibe des Mutterthiers flache runde Scheiben dicht an, von denen die in Zahl und Grösse wohl erhaltenen Tentakeln wie die Speichen eines Rades abgingen. Darauf atrophirten auch einzelne Tentakeln gänzlich, und es blieb ein unförmliches Knötchen mit einem einzigen langen Tentakel nach, bis auch dieser letzte Ueberrest der Knospe von dem Mutterkörper resorbirt wurde.

Ich ersehe aus dem Grenacher'schen Bericht für 1869, dass Baudelot ähnliche Beobachtungen gemacht und zur Erklärung der Senkfäden des Siphonophoren benutzt hat. Leider war mir die Originalabhandlung nicht zugänglich.

Als einen zweiten Vermehrungsmodus haben Trembley, Rösel und Laurent die spontane Theilung bezeichnet. An irgend einer Stelle des Körpers findet Verdünnung statt, bis zum Zerreissen in zwei Theile, und diese ergänzen sich zu vollständigen Thieren, indem das eine Stück Tentakeln treibt, das andere einen neuen Fuss bildet. Die Seltenheit dieser spontanen Theilung, die auch von den genannten Beobachtern hervorgehoben wird, könnte erklären, wie allen übrigen Forschern die Constatirung des Vorgangs nicht möglich war. Darauf hin die Angabe bestreiten zu wollen, erscheint mir unberechtigt, besonders in Berücksichtigung der künstlichen Theilung der Hydren und der sichern Fälle spontaner Theilung bei andern Coelenteraten wie Kölliker sie für Stomobrachium mirabile und in neuerer Zeit Greef für seine Protohydra beschrieben haben. Bei der letztern soll sogar die Theilung die einzige Form der ungeschlechtlichen Fortpflanzung sein.

Vor einigen Jahren ist ein Aufsatz von Gustav Jäger erschienen, in welchem eine ganz neue und unerhörte Fortpflanzungsweise der Hydren als wahrscheinlich aufgestellt

wird [1]. Der Vorgang, den Jäger »Diasporogenesis« nennt, soll darin bestehen, dass nach vollendeter Geschlechtsthätigkeit das Thier in seine einzelnen Zellen zerfällt; diese nehmen die Form von Amoeben an, vermehren sich durch Theilung, encystiren sich, überwintern — und im Frühjahr entwickelt sich vielleicht aus jeder derselben eine Hydra. Diese ganze Hypothese beruht auf dem Irrthum, dass Jäger Amoeben für Hydrazellen gehalten hat. Schon seine Abbildungen machten mir die Abstammung der fraglichen Körper von den Gewebselementen der Hydra sehr zweifelhaft, weil ihr Plasma eine diffuse gelbliche Farbe besitzt, das der Hydrazellen dagegen immer ganz farblos ist. Als ich den Zerfall der Gewebe beim Absterben geschlechtsreifer und nichtgeschlechtsreifer Thiere verfolgte, stellte sich bald heraus, dass alle unzweifelhaften Hydrazellen ausnahmslos in kurzer Zeit zu Grunde gehen, dass aber allerdings sich unter diesen oft amoebenartige Bildungen in beträchtlicher Anzahl finden, welche mit den von Jäger beschriebenen im Wesentlichen übereinstimmen und auch dieselben Veränderungen durchmachen. Ueber ihre Herkunft blieb ich längere Zeit im Unklaren, bis sich herausstellte, dass dieselben Organismen schon während des Lebens in den Hohlräumen des Hydrakörpers vorhanden sind. Besonders häufig beobachtete ich sie im Basaltheil des Tentakelcanals von H. aurantiaca; im Frühjahr kamen sie bei fast allen den Bewohnern eines kleinen Tümpels vor. Sie bestehen aus gelblichem Plasma und enthalten neben dem zuweilen cachirten Kern gewöhnlich mehrere dunkle eckige Körperchen, die grosse Aehnlichkeit mit den Excretkörnchen der Hydra haben, bilden breite lappenförmige Pseudopodien und bewegen sich lebhaft, indem sie bald auf der Innenwand des Tentakels umherkriechen, bald in der Flüssigkeit des Canals durch die Contractionen hin und her getrieben werden. So häufig diese eigenthümlichen Parasiten in den Hydren einiger Gewässer waren, eben so wenig konnte ich sie jemals in andern auffinden und bei diesen letztern zeigten sich auch niemals nach dem Verfall die sich theilenden und encystirenden Körper. Wenn hiermit die Identität der fraglichen Organismen festgestellt ist, so scheint es mir auch sicher, dass sie keinesfalls in genetische Beziehung zu den Geweben der Hydra gebracht werden dürfen — ich muss sie für parasitisirende Amoeben erklären.

Die geschlechtliche Fortpflanzung der Hydren wurde lange Zeit verkannt. Während Bernard de Jussieu bald nach der Entdeckung des Thiers die »Eierklumpen« gesehen und dann später Pallas sogar das Auskriechen der jungen Hydra direct beobachtet hatte, vertraten Trembley, Rösel, Schrenk, Dujardin, van der Hoeven und Andere die Ansicht, dass die zeitweilig entstehenden Pusteln und Kugeln Gebilde pathologischer Natur oder Parasiten seien, bis endlich Ehrenberg die Frage durch eine gute Beschreibung der Eier und Samenkapseln definitiv entschied [2]. Seitdem sind von mehreren Forschern einzelne Angaben über die Eibildung und Entwicklung der Hydra gebracht worden, und Ecker hat eine ausführlichere Entwicklungs-

---

[1] Ueber das spontane Zerfallen der Süsswasserpolypen. Sitzungsber. d. mathem.-naturw. Cl. der Akad. d. Wiss. zu Wien. B. XXXIX, p. 321.

[2] Abhandl. der Berliner Akademie vom Jahre 1836, p. 116, 117.

geschichte geliefert [1]. Diese Arbeit ist von vornherein ungünstig beeinflusst durch die Anschauungen Ecker's in Bezug auf den histologischen Bau des Thiers, aber ausserdem ist sie lückenhaft und in ihren Einzelheiten meist unrichtig.

Meine Untersuchungen beziehen sich auf H. viridis, aurantiaca und grisea. Die Jahreszeit, in welcher die Geschlechtsreife eintritt, scheint nach den Species verschieden, aber keineswegs ganz constant zu sein. Für H. viridis wird allgemein der Frühling angegeben; für H. aurantiaca von Rösel und Leydig der Herbst (September, October), von Ehrenberg Anfang Juni; für H. grisea von Trembley, Pallas, Laurent und Jäger Herbst und Winter, von Max Schultze der Mai. Ich fand H. viridis vom April bis zum October, die beiden andern Arten vom September bis zum Januar geschlechtsreif. Ich möchte jedoch bemerken, dass die Hydren nicht überall alljährlich Eier produciren, denn während zweier auf einander folgender Jahre hat die H. aurantiaca in einem Teich der Umgebung Jena's mich vergebens auf ihre Geschlechtsreife warten lassen — eine Abnormität, die nach einer Bemerkung von Leydig [2] auch bei H. viridis zuweilen vorzukommen scheint.

Die sexuelle Thätigkeit beginnt in der Regel mit der Bildung der Hoden. Sie entstehen am oralen Theil des Körpers, ziemlich dicht unterhalb der Tentakeln und sitzen zerstreut neben und über einander. Ihre Zahl wechselt von zwei bis zwanzig. Die Ovarien entwickeln sich tiefer, ungefähr in der Mitte des Körpers. Bei H. viridis entsteht nur ein einziges, in äusserst seltenen Fällen zwei; bei den beiden andern Arten ist dagegen die Mehrzahl Regel, und ich habe gleichzeitig bis zu acht gefunden; dann sind auch reichliche Hoden vorhanden und diese oft nicht nur auf den oralen Theil beschränkt, sondern sie stehen zwischen den Ovarien, sogar unter denselben auf dem Fusstheil. Ausnahmsweise finden sich aber auch Thiere, welche wol Eier, aber gar keine Hoden entwickeln.

Die Hoden und die Samenkörper.

Die Bildung der samenbereitenden Organe wird eingeleitet durch ein auf rundlich umschriebene Stellen beschränktes stärkeres Wachsthum der Zellen des interstitiellen Gewebes des Ectoderms. Diese Zellen vergrössern sich beträchtlich und nehmen die Form polyedrischer Plättchen an, ihr Plasma erscheint heller; der kuglige Kern tritt deutlich hervor (Taf. I Fig. 14 *a*). Dann theilen sie sich, und indem sich dies mehrmals wiederholt, gehen sie in kleine unregelmässig gestaltete, wie es scheint, amoeboide Zellen über, die dicht zusammen gedrängt einen mehrschichtigen compacten linsenförmigen, zuweilen gelappten Körper bilden. Dies Organ — der Hoden — markirt sich äusserlich zuvörderst nur als flache beulenförmige Erhebung und durch seine weissliche Farbe; in Folge des fortschreitenden Dickenwachsthums, welches sich

---

[1] Entwicklungsgeschichte des grünen Armpolypen. Akademisches Programm. Freiburg i. Br. 1853.
[2] Müller's Archiv. Jahrg. 1854, p. 280.

späterhin mit einer Flüssigkeitsausscheidung zwischen der äussern Fläche des Organs und der dasselbe bedeckenden Lage des Neuromuskelgewebes combinirt, wird das letztere aber allmählich zu einem ziemlich hohen Cylinder oder Kegel aufgetrieben, dessen Spitze in einen oder zwei seitlich geneigte Zipfel ausgeht. Die Neuromuskelzellen verlieren dabei ihre Form und atrophiren bedeutend, so dass von ihnen nur eine dünne Plasmaschicht als äussere Decke des Hoden nachbleibt, in welcher die Zellengrenzen, anfangs noch als vorspringende Leisten an der Innenfläche kenntlich, später ganz schwinden.

Unterdessen gehen in den Hodenzellen die Kerne zu Grunde: ihre Substanz wird körnig, und sie zerfallen in mehrere dunkle Körperchen, die dann auch undeutlich werden (Taf. I Fig. 14*b*). An Stelle derselben erscheinen später 1—4 scharf contourirte, sehr stark lichtbrechende kuglige oder ovale Körperchen. Ob diese durch Umwandlung aus den erstern hervorgehen, also von Kernen abstammen, oder ob sie Neubildungen sind, habe ich nicht entscheiden können. Die Zelle nimmt dabei zuerst eine eiförmige Gestalt an (Taf. I Fig. 13), und darauf verwandelt sie sich in eine zarte wasserhelle Kugel (Taf. I Fig. 14 *c*). Aus dieser bildet sich direct das Spermatozoid. An irgend einer Stelle der Kugeloberfläche entsteht ein feiner Plasmafortsatz, der bald kräftige schlagende Bewegungen ausführt. Eine Verbindung dieser Cilie mit dem im Innern der Zelle gelegenen glänzenden Körperchen ist auch mit den stärksten Systemen nicht wahrnehmbar.

Die Entwicklung der Samenkörper beginnt in der oberflächlichsten Lage des Hodengewebes, und zunächst bleiben die Zellkügelchen noch in einer Schicht vereinigt, während die frei in den Flüssigkeitsraum hineinragenden Cilien schon gleichmässig auf- und abschwingen, so dass sich ein manchen Flimmerepithelien sehr ähnliches Bild darbietet. Durch die andauernden Bewegungen wird indessen die Verbindung gelockert, die jungen Samenkörper lösen sich einzeln, meist aber in grössern zusammenhängenden Gruppen ab und treiben — alle noch mit der kugligen Bildungszelle versehen — in der Flüssigkeit hin und her. Derselbe Vorgang wiederholt sich in der nächst tiefern, blossgelegten Schicht, und so löst sich das ganze Hodengewebe in eine Masse einzelner oder zu mehreren vereinigter Kügelchen auf, deren jedes eine lange Cilie trägt (Taf. I Fig. 14 *d*). Nun erfolgt die Trennung der reifen Samenkörper von ihren Mutterzellen. Die Cilie hat sich mit dem inmitten der Zelle gelegenen Körperchen verbunden. Zwar konnte ich auch jetzt nicht die Verbindung innerhalb des durchsichtigen, Kügelchens erkennen; dass sie vorhanden ist, lässt sich aber während des Actes der Abtrennung constatiren: mit einer kräftigen Bewegung der Cilie wird das Körperchen herausgezogen, und das fertige Spermatozoid (Taf. I Fig. 14 *e*), das aus dem stark lichtbrechenden, etwas länglichen Kopf und dem sehr zarten langen am Ende zugespitzten Faden besteht, entfernt sich von der Bildungszelle, welche bald darauf aufgelöst wird.

Die Entleerung des Samens geschieht in das Wasser durch eine Oeffnung in der Spitze der Hodendecke, die wol in Folge verstärkten innern Druckes entsteht. Doch tritt zunächst nur ein Theil der Spermatozoiden aus, die Decke fällt darauf etwas zusammen und schliesst

sich wieder, bis die erneuerte Füllung eine neue Sprengung herbeiführt und eine zweite Portion des Samens entlassen wird. Diese Eruptionen wiederholen sich, bis der Samenvorrath erschöpft ist.

Der Eierstock.

Die Anlage des Eierstocks stimmt im Wesentlichen mit der des Hoden überein. Auch hier ist das interstitielle Gewebe der Ausgangspunkt der Neubildung.

In einer Zone, welche fast die Hälfte des Körperumfangs umfasst, vermehren sich die Zellen der zwischen den Neuromuskelzellen liegenden kleinen Züge und treten in einzelne unregelmässig geformte einschichtige Gruppen zusammen (Taf. II Fig. 1 *ig*). Dabei nehmen sie an Grösse ab, und besonders auffallend ist das Missverhältniss zwischen Kern und Zellkörper: beim ersten Anblick möchte man glauben, dicht an einander gedrängte freie Kerne vor sich zu haben, die hin und wieder durch ein wenig körnige Zwischensubstanz geschieden sind; nach Behandlung mit verdünnter Essigsäure und Präparation mit der Nadel erkennt man jedoch leicht, wie jeder der Kerne eine besondere Plasmahülle besitzt, die freilich oft von so geringer Mächtigkeit ist, dass sie nur als ein dunkler doppelter Contour erscheint. Mit fortschreitendem Wachsthum treten die Zellgruppen mit einander in Verbindung, die Zwischenräume füllen sich aus, indem die Neuromuskelzellen nach aussen und seitlich verdrängt werden, und so entsteht an Stelle des netzförmigen Gewebes zwischen Entoderm und Neuromuskelschicht eine vollkommene einschichtige Zellplatte von länglicher Form. Die Zellvermehrung dauert fort, beschränkt sich aber auf die beiden langen, dem oralen und aboralen Ende des Körpers zugewandten Seitentheile des Organs: da sich hier die kleinen Spindelzellen mehrfach über einander schieben, erheben sich die Ränder in Form von zwei anfangs parallelen, dann an den Enden bogenförmig sich verbindenden Wülsten, zwischen denen eine flache Furche verläuft (Taf. II Fig. 3). Die Zellen, die den Grund dieser Furche bilden, theilen sich nicht mehr; dagegen wachsen sie beträchtlich und nehmen die Gestalt rundlicher oder eckiger Plättchen an; ihr Plasma hellt sich auf und scheidet eine Menge stark lichtbrechender Körnchen aus, die sich um den Kern herum ansammeln, während die Peripherie frei bleibt (Taf. II Fig. 4). Gleichzeitig ordnen sich sämmtliche Zellen zu einfachen, an einander liegenden Reihen an, welche alle wie ungleich lange Radien gegen annähernd denselben Mittelpunkt convergiren, und so den Bau des Organs deutlich strahlig erscheinen lassen. Jetzt ist dies auch dem unbewaffneten Auge als eine quer zur Körperaxe gestellte niedrige, in der Mitte etwas eingesenkte Erhebung von c. 1 mm Länge und 0,25 mm Breite erkenntlich und hebt sich durch seine weisse Farbe scharf von der durchsichtigen Umgebung ab.

Die vorliegende Schilderung bezieht sich auf die Bildung des Eierstocks von H. viridis; bei den beiden andern Arten ist der Vorgang ganz derselbe, nur entstehen hier fast immer mehrere Ovarien zu gleicher Zeit, und diese nehmen zusammengedrängt den ganzen Umfang des mittleren Theils des Körpers ein; hierdurch wird die Präparation der vollständigen Organe erschwert und die Uebersicht der histologischen Details einigermassen behindert.

Ich habe die Zellvermehrung, die zur Entwicklung des Eierstocks führt, einfach als das Resultat oft wiederholter Theilungen der ursprünglich im Bereiche des Bildungsfeldes befindlichen Zellen des interstitiellen Gewebes bezeichnet, und gewiss ist dies auch zum grossen Theil richtig; einige Umstände, namentlich die zuweilen sehr auffallende Rarefaction dieses Gewebes in der Umgebung des in der Bildung begriffenen Organs, haben mich aber auf die Vermuthung gebracht, dass vielleicht in dem Stadium, wo es zur Verdickung der Seitenränder kommt, noch ein zweites Moment zu der localen Zellenanhäufung beiträgt: nämlich die Einwanderung von Zellen aus entfernteren Regionen des Ectoderms. Bestimmt behaupten will ich das jedoch nicht, weil directe Beobachtungen sich nicht anstellen liessen und ich nicht einmal weiss, ob die Zellen des interstitiellen Gewebes überhaupt die Fähigkeit activer Ortsveränderung besitzen.

Gegenbaur fasst die Eierstöcke der Hydra als Knospen auf, in welchen sich je ein Ei entwickelt [1]. Ich möchte mich dieser Ansicht nicht anschliessen, weil die Genese des Eierstocks so sehr verschieden von jener der Knospen ist, dass die Zusammenfassung beider Bildungen unter einen Gesichtspunkt nicht durchführbar sein dürfte. Durch eine andere Betrachtung würde sich aber, wie ich glaube, der scheinbare Gegensatz, der dann zwischen der Hydra und den Medusen oder medusiforme Gemmen erzeugenden Hydroiden hervortritt, ausgleichen lassen. Ursprünglich scheint bei den Hydromedusen allgemein das Verhältniss bestanden und sich auch bei Hydra erhalten zu haben, dass die aus den Eiern hervorgegangenen Individuen selbst niemals Eier und Samenkörper produciren, sondern sich nur ungeschlechtlich durch Knospung oder Theilung fortpflanzen und erst die nächste oder eine spätere ungeschlechtlich erzeugte Generation wieder geschlechtsreif wird. Wenn nun die Knospen mit dem Mutterthier und unter sich im Zusammenhang bleibend einen Stock bilden, so ist die Gelegenheit zur Arbeitstheilung gegeben, welche sich vor Allem in jener specifischen Umbildung und Ausbildung der Eier und Samen producirenden Knospengeneration ausdrückt, die wir so schön in den Gonophoren und den freien Medusensprösslingen vieler Hydroiden erkennen. Wo dagegen, wie bei Hydra, die Knospen sich regelmässig gleich nach ihrem Entstehen abtrennen, erwacht die Geschlechtsfunction in den für sich allein lebenden Einzelthieren einer spätern Generation, und diese haben, da sie selbst in jeder Hinsicht für ihre Erhaltung sorgen müssen, auch keine Umbildung zu Gunsten ihrer geschlechtlichen Thätigkeit erfahren, sondern stimmen in Bau und Form ganz mit den andern überein. Die Vergleichung würde sich demnach einerseits auf die Stöcke der Hydroiden, andrerseits auf die Individuenreihe der Hydra beziehen können, welche mit einem aus dem Ei entwickelten Mutterthier beginnt und mit der in Einzelthiere aufgelösten wieder geschlechtsreifen Generation abschliesst, und dann wäre auch nicht der Eierstock der Hydra, sondern jedes einzelne geschlechtsreife Thier einer Geschlechtsknospe der stockbildenden Hydroiden gleich zu stellen.

[1] Grundzüge d. vergl. Anatomie. 2. Aufl. p. 148.

Die Thatsache, dass bei Hydra Eier und Samenkörper aus Zellen des Ectoderms hervorgehen, steht in Widerspruch mit dem Gesetz der Organbildung, das Häckel für die Coelenteraten aufgestellt hat: »Die aus dem Entoderm oder der innern Bildungshaut hervorgegangenen Zellen vermitteln bei den Spongien ebenso wie bei den Acalephen die vegetativen Functionen der Ernährung und Fortpflanzung. Die aus dem Ectoderm oder der äusseren Bildungshaut entstandenen Zellen vermitteln dagegen die animalen Functionen der Bewegung und Empfindung und dienen ausserdem als schützende Decken und stützende Skelettheile für den ganzen Körper. Es dürfte daher nicht unpassend erscheinen, bei allen Coelenteraten, d. h. bei allen Spongien und Acalephen das Entoderm (oder die innere Bildungszellenschicht) als vegetatives Keimblatt und das Ectoderm (oder die äussere Bildungszellenschicht) als animales Keimblatt zu bezeichnen«[1]. Die Eier und Zoospermien sind nichts als sexuell differenzirte Zellen des Entodermepithels, und Häckel ist geneigt, in Anbetracht der Uebereinstimmung des Entoderms und Ectoderms der Coelenteraten mit dem innern und äussern Keimblatt der Embryonen höherer Thiere, dieselben fundamentalen Beziehungen für das ganze Thierreich anzunehmen.

Da ich diese weittragende Ansicht kannte und mir kaum denkbar schien, dass selbst bei so primitiven Geschöpfen, wie die Coelenteraten sind, in einem Fall das innere, in einem andern dagegen das äussere Blatt der Ausgangspunkt der Geschlechtsorgane sein sollte, so habe ich, als sich mir von vornherein die Ueberzeugung des genetischen Zusammenhangs der Ovarien und Hoden mit dem Ectoderm aufdrängte, jede Möglichkeit, welche eine Täuschung hervorrufen könnte, in's Auge gefasst und der Untersuchung ganz besondere Sorgfalt zu Theil werden lassen. Jedoch sind die Verhältnisse bei Hydra so klar, Entoderm und Ectoderm so vollkommen trennbar und ihre Zellen nach Form und Beschaffenheit so leicht kenntlich, dass, indem ich die Entwicklung des Ovariums von der ersten merklichen Veränderung des interstitiellen Gewebes bis zur definitiven Ausbildung des Organs, und die Umwandlung einer Zelle desselben zum reifen sich furchenden Ei verfolgte, jeder Zweifel an der Abstammung des Eies von einer Ectodermzelle mit der grössten Bestimmtheit zurückgewiesen wurde. Und eine »locale Substitution« des einen Blattes für das andere, wie Häckel sie in einzelnen Fällen zugeben möchte, erscheint mir im Allgemeinen schon höchst bedenklich, bei Hydra kann davon gar nicht die Rede sein, weil Entoderm und Ectoderm in der ganzen Ausdehnung des Körpers als ununterbrochene Lagen vorhanden sind und ihre typische Anordnung in völliger Reinheit bewahrt haben.

Aber auch abgesehen von dieser Thatsache ist die Berechtigung des Häckel'schen Gesetzes sehr fraglich. Geben wir die Bestimmungen »animal« und »vegetativ« auf und bezeichnen die Keimblätter einfach nach ihrer Lage als äusseres und inneres (Ectoderm und Entoderm). Es werden sich dann aus diesem räumlichen Verhältniss einige allgemeine Folgerungen in

[1] Ueber den Organismus der Schwämme und ihre Verwandtschaft mit den Corallen. Jenaische Zeitschrift. Bd. V. p. 221.

Bezug auf die physiologischen Leistungen der Blätter und der von ihnen abstammenden Organe ableiten lassen. Das äussere Blatt steht in unmittelbarem Contact mit der Aussenwelt, die Beziehungen des thierischen Individuums zur Aussenwelt werden in erster Instanz durch Reactionen ausgedrückt, die, indem sie auf bestimmt abgegrenzte Theile localisirt werden, zur Ausbildung des Nerven-Muskelsystems führen. Ebenso liegen den Schutz- und Stützeinrichtungen des Körpers äussere Veranlassungen zu Grunde: es werden daher auch die Integumentbildungen und das Skelet aus dem äussern Blatt hervorgehen. Aber der Organismus besitzt ausser den Beziehungen zur Aussenwelt auch Beziehungen zu sich selbst, d. h. Functionen, welche nicht von aussen her, sondern von innen angeregt werden, die von äussern Umständen relativ unabhängig in der eigenartigen Beschaffenheit des lebendigen Plasmas ihren Grund haben. Hierher gehört der Stoffwechsel: ein Vorgang, der sich in sofern jedoch auch auf die Aussenwelt richtet, als er durch die Assimilirung von aussen her bezogener Stoffe für die Erhaltung jedes Körpertheils, für seine Ernährung, sorgt. Die Ernährung in ihrer Grundbedeutung ist natürlich nicht localisirbar, jede Zelle verlangt zur Erhaltung eine ihren Ausgaben entsprechende Einnahme, zum Wachsthum einen Ueberschuss der Einnahmen. Da aber zum Zweck vollständiger Ausnutzung die Nährstoffe in den Hohlraum des Körpers aufgenommen werden, so kommen wegen der concentrischen Lagerung der Keimblätter die Zellen des äussern nicht in Berührung mit jenen Stoffen, sie sind also angewiesen, ihre Nahrung durch Vermittelung des inneren Blatts zu beziehen, dies bemächtigt sich des ganzen Materials, um den grossen Ueberschuss, den es zur Erhaltung seiner eigenen Zellen nicht braucht, an die übrigen Körpertheile abzugeben, und zwar in einer für diese direct verwerthbaren Form. So ist denn einleuchtend, dass sich alle Verdauungsorgane aus dem innern Blatt entwickeln.

Eine entsprechende Deduction der Bildung der Geschlechtsorgane scheint mir dagegen in Anbetracht unserer völligen Unkenntniss des Wesens der sexuellen Fortpflanzung nicht ausführbar. Die Definition der Fortpflanzung als Function der Erhaltung der Art ist Nichts als eine teleologische Umschreibung der Thatsache, wobei ausserdem noch die Art als höheres Individuum angenommen wird, in dessen Diensten das Einzelthier die Rolle eines Organs spielt. Ebenso liegt in der Auffassung, nach welcher die Fortpflanzung ein Wachsthum des Organismus über sein individuelles Maass hinaus ist, keine Erklärung, sondern nur eine Behauptung, die ziemlich inhaltslos ist, so lange die Wachsthumsgrenzen der Individuen nicht bekannt sind, und unerklärt bleibt, wie aus einfachem Wachsthum die specifischen Bildungen der Eier und Samenkörper hervorgehen können. Unzweifelhaft spricht sich in der Bildung der Geschlechtsorgane ein eigenthümlicher Ernährungsprocess aus, dass aber hierin ein Hinweis auf den genetischen Zusammenhang dieser Organe mit dem innern Blatt zu suchen ist, wie Häckel andeutet, dürfte um so weniger zuzugeben sein, als dies Blatt mit allen seinen Abkömmlingen notorisch nur der Verdauung dient und eine nähere Beziehung der Geschlechtsthätigkeit zur Verdauung sich doch wol kaum annehmen lässt.

Die höchst unvollständigen und oft einander widersprechenden Erfahrungen, die wir

über die erste Anlage der Geschlechtsorgane in den verschiedenen Classen des Thierreichs besitzen, erscheinen auch nicht geeignet, das HÄCKEL'sche Gesetz zu stützen. Für die Coelenteraten, bei denen die Untersuchung durch die während des ganzen Lebens deutlich erhaltene Trennung der Keimblätter und das periodische Neuentstehen der Sexualorgane sehr erleichtert wird, giebt es noch die meisten positiven Angaben. ALLMAN behauptet, die Abstammung der Eier und Samenkörper der Hydroiden von Zellen des Entoderms [1], ebenso KÖLLIKER [2] und HÄCKEL für die Geryoniden [3] und Kalkschwämme [4], dagegen stimmen mit meiner Beobachtung an Hydra KEFERSTEIN und EHLERS für die Siphonophoren überein [5]. Die Abstammung der Geschlechtsorgane der Würmer, Echinodermen, Mollusken und Arthropoden ist gänzlich unbekannt; bei Wirbelthieren ist die erste Anlage in neuerer Zeit mehrfach untersucht worden, und die Ergebnisse stimmen mit einer Ausnahme darin überein, dass die Geschlechtsorgane vom äussern Blatt gebildet werden. So hat HENSEN in einer vorläufigen Mittheilung für das Kaninchen bestimmt eine Einstülpung des Hornblatts angegeben [6], nach HIS findet die Bildung der Geschlechtsdrüsen beim Hühnchen vom Axenstrang aus statt und dieser enthält »unzweifelhaft reichlichere Bestandtheile des oberen als des unteren Keimblattes, vielleicht gehört es sogar jenem ausschliesslich an« [7], WALDEYER sagt: »mit grosser Wahrscheinlichkeit lässt sich indessen noch die Behauptung verfechten, dass der ursprüngliche Heerd der Urogenitalanlage im oberen Keimblatte liegt« [8]; nach VAN BAMBEKE entwickeln sich die Geschlechtsorgane von Pelolates fuscus aus einem Theil des äussern Blattes, welches durch die Analspalte in das Innere des Embryonalkörpers hinein geschlagen ist [9]. Nur GÖTTE verlegt den Ausgangspunkt in's innere Blatt, indem er das sogenannte mittlere Keimblatt, welches die Geschlechtsorgane entwickelt, von jenem herleitet [10].

Das Ei.

Wenn das Ovarium die beschriebene Entwicklung erreicht hat, beginnt eine Zelle, die gewöhnlich fast genau im Mittelpunkt des Organs gelegen ist, sich durch stärkeres Wachsthum vor den andern auszuzeichnen. Diese Zelle ist das junge Ei. Da es zunächst noch in seiner Beschaffenheit durchaus mit den übrigen Zellen des Ovariums übereinstimmt und unter diesen

[1] Report on the present state of our knowledge of the reproductive system in the Hydroida. (Report of the British Association for the Advancement of Science for 1863), p. 385.

[2] Icones histiologicae, p. 89.

[3] Jenaische Zeitschrift. Bd. I u. II.

[4] Ebendaselbst Bd. V.

[5] Zoologische Beiträge, p. 3.

[6] Max Schultze's Archiv. Bd. III, p. 500.

[7] Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. I. (In den Zusätzen und Berichtigungen am Schluss.)

[8] Eierstock und Ei, p. 113.

[9] Mém. de l'Academie de Belgique. T. XXXIV.

[10] Max Schultze's Archiv. B. V.

häufig nicht unbeträchtliche Grössenschwankungen vorkommen, so ist es erst dann mit Sicherheit zu erkennen, wenn sein längster Durchmesser sich ungefähr um das Anderthalbfache vergrössert hat und zugleich eine Gestaltveränderung eingetreten ist (Taf. II Fig. 5 *b*). Die letztere besteht darin, dass die Höhe zunimmt, während die Breite relativ geringer wird; auf diese Weise bildet sich das ursprünglich flache Plättchen zu einem annähernd keilförmigen Körper um, dessen schärferer Rand immer nach aussen gerichtet ist. Ausserdem treten an der Oberfläche — bald nur an einer Stelle, bald über die Basis und die Seitenränder verbreitet — kurze spitze Fortsätze auf. Bei etwas grössern Eiern gehen diese Fortsätze schon in breite unregelmässige Lappen über (Taf. II Fig. 6), und jetzt findet sich oft inmitten des Plasmas ein kreisrunder oder länglicher heller Raum, der mit klarer Flüssigkeit erfüllt ist und zuweilen von frei ausgespannten zarten Plasmafäden durchzogen wird. Ob die Bildung einer solchen grossen Vacuole in diesem Entwicklungsstadium des Eies constant stattfindet, kann ich nicht mit Sicherheit angeben, jedenfalls ist sie aber von sehr kurzem Bestande.

Mit dem weitern Wachsthum bis zu 0,15 ^{mm} Länge nimmt die Höhe nicht mehr zu, sondern der Eikörper dehnt sich vorherrschend in der Breite aus; dabei entstehen aber regelmässig zwei tief in das Innere dringende Einschnitte, durch welche das Ei in zwei seitliche, durch ein Mittelstück verbundene Hälften geschieden wird. Die Seitentheile selbst sind auch noch vielfach ausgezackt und zerrissen (Taf. II Fig. 8). Gleichzeitig gehen im Innern der Eizelle einige Veränderungen vor. Der stets in der Mitte, im Verbindungsstück, gelegene Kern, das Keimbläschen, hatte bisher seine ursprüngliche Beschaffenheit und Grösse beibehalten, nun fängt er an bedeutend zu wachsen, und mit ihm vergrössert sich das dunkle, scharf umschriebene Kernkörperchen. Dies letztere geht jedoch, nachdem es eine gewisse Grösse erreicht hat, zu Grunde, wenigstens entzieht es sich gänzlich der Wahrnehmung, und der Kern erscheint als ein deutlich doppelt contourirtes Bläschen, welches durchaus gleichmässig mit einer äusserst fein granulirten schwach lichtbrechenden Masse angefüllt ist.

Im Innern des Eikörpers entstehen neben den kleinen Plasmakörnchen unregelmässig rundliche Körper von verschiedener Grösse (Taf. II Fig. 7 u. 8). Ihr Aussehen ist glänzend, und sie haben grosse Aehnlichkeit mit festem Fett, wie man es häufig im Plasma findet, sind indessen bestimmt nicht fettiger Natur, sondern scheinen hauptsächlich aus jener eigenthümlichen Eiweissverbindung zu bestehen, welche in Form von Krystallen, Kugeln oder Plättchen so weit verbreitet, in den Eiern von Wirbelthieren und Wirbellosen vorkommt, und die man mit His als Protagon, oder mit Kühne als Vitellin bezeichnen kann. Im Hydraei zerfallen sie bald nach ihrem Entstehen wieder, und es bleiben nur kleine Körnchen im Plasma nach.

Weiterhin wächst die Eizelle beträchtlich in die Breite und die Fortsätze entwickeln sich immer stärker. Gemeiniglich ist die Gestalt des Eies jetzt so, dass man es einem Schmetterlinge mit ausgespannten Flügeln vergleichen könnte: zwei Flügel mit zerrissenen und gezackten Rändern gehen von einem längern oder kürzern Verbindungstheil ab (Taf. II. Fig. 9). Im Keimbläschen erscheint dicht unter seiner Membran ein heller kreisrunder flacher Körper —

der Keimfleck. Selten sind zwei Keimflecken vorhanden und dann liegen sie ziemlich nahe bei einander.

Bei Hydra viridis führen die nun folgenden Ausscheidungan im Plasma auf bekannte Dinge zurück; es beginnt die Bildung der Chlorophyllkörner. In ganz unregelmässiger Weise zerstreut, oft zahlreich, oft auch ganz vereinzelt, liegen kuglige Körper im Ei, theils schon von grüner Färbung, theils, denen ähnlich, die man in den Entodermzellen des Magentheils von H. grisea und aurantiaca antrifft, farblos oder schwach gelblich. Ihr erstes Auftreten kann ebenso gut im centralen Theil des Eies wie in den Fortsätzen stattfinden. Da sie gleich zu Anfang durch ihr blasses helles Aussehen leicht kenntlich sind, lässt sich constatiren, dass sie alle farblos entstehen und die Ausscheidung des Farbstoffes erst dann eintritt, wenn das Plasmakügelchen seine definitive Grösse erreicht hat. Es stimmt dies ganz mit den Beobachtungen Hofmeister's über die Entwicklung der Chlorophyllkörper von Vaucheria und Bryopsis überein.

Dieser Vorgang scheint mir von einiger Wichtigkeit für die Auffassung des Wesens der Eizelle. Mit der Bildung der Farbkörner hat sich das Ei in entschiedener Weise von seiner Herkunft losgesagt. Denn wir haben gesehen, dass der Assimilationsprocess, welcher der Erzeugung derselben zu Grunde liegt, ausschliesslich an die Zellen des Entoderms gebunden ist und selbst bei der abundantesten Ernährung niemals auf die Elemente des äusseren Blattes übergreift. Dem entsprechend verhalten sich die Zellen des Ovariums und bis zu einem gewissen Punkte seiner Entwicklung auch das Ei. Wenn dies letztere nun mit einem Male in seinem Stoffwechsel eine so eclatante Uebereinstimmung mit jenem der Zellen des innern Blattes zeigt, so dürfen wir darin den Beweis erkennen, dass das Ei schon frühzeitig, lange vor Eintritt der Befruchtung, mit den physiologischen Traditionen des Gewebes, aus welchen es hervorging, gebrochen hat; es ist ein Gebilde eigener Art geworden, das consequenter Weise nicht mehr unter die Formelemente eines Blattes eingereiht werden kann, genetisch gehört es dem Ectoderm an, physiologisch besitzt es eine diesem völlig fremde Beziehung zum Entoderm. Da vorauszusetzen ist, dass das Ei, indem es neue Fähigkeiten erwirbt, doch auch jene, deren es durch seine Abstammung theilhaftig wurde, bewahrt, lässt sich dasselbe in gewissem Sinne als einheitlicher Repräsentant der beiden constituirenden Systeme des Körpers auffassen: ein Verhältniss, das um so bedeutungsvoller ist, als in ihm der Ausgangspunkt der zukünftigen reproductiven Leistungen der Eizelle erscheint. Dass das Ei sich im Laufe seiner Entwicklung sehr bald von dem einseitigen Character jener Zellen, denen es anfangs gleichwerthig war, entfernen muss, um seine Bestimmung erfüllen zu können, ist a priori klar und darf als allgemeine Thatsache gelten, meines Wissens tritt aber nirgends die Umwandlung mit solcher Schärfe und solch objectiver Sicherheit hervor, wie bei dem Ei von H. viridis. Bei den beiden andern Arten verhindert der Mangel gleich auffallender Formbestandtheile, dass der Vorgang mit derselben Prägnanz sich manifestirt, indessen bezeugt das Auftreten der sonst nur in den Entodermzellen verbreiteten braunen und gelben Körnchen im Ei deutlich genug das Vorhandensein durchaus entsprechender Verhältnisse.

Die nächste Umwandlung des Eies betrifft wieder zugleich seine Form und seinen Inhalt. Die Plasmaausläufer hatten bisher ihrem Volum nach sehr hinter der centralen Anhäufung zurückgestanden; nun wird das anders; diese Ausläufer machen den Haupttheil des Eies aus, sie entspringen als dicke Stränge dichtgedrängt von dem verhältnissmässig kleinen, das Keimbläschen enthaltenden, Centrum, verzweigen sich dichotom und schieben sich weit vor, das Gewebe des Eierstockes auseinanderdrängend und zwischen sich aufnehmend. So wird die Gestalt des Eies eine sehr eigenthümliche von der gewöhnlichen Eiform abweichende, es ist jetzt exquisit amoebiform. Dabei hat es sich bis zu 1^{mm} Durchmesser vergrössert und ist dem unbewaffneten Auge wahrnehmbar als ein inmitten der weissen Masse des Ovariums gelegener, bei H. viridis grün gefärbter, sternförmiger Körper.

Zur selben Zeit entstehen im Innern des Eies sonderbare Gebilde. Neben den Körnchen und Chlorophyllkörnern liegen im Plasma eingebettet scharf contourirte kuglige Körperchen von 0,01—0,02^{mm} Durchmesser. Zerdrückt man das Ei und lässt diese Körper in das Wasser austreten, so erkennt man oft schon eine dicke dunkle äussere Schicht, welche einen hellen Raum umschliesst, der zum Theil aber wieder von einer dichtern Masse ausgefüllt ist. Die Einwirkung des Wassers verändert jedoch bald ihr Aussehen, und an irgend einer Stelle dringt allmählich, ohne dass ein Riss in der Aussenschicht erfolgt wäre, ein wasserklarer Tropfen heraus. Nach Zusatz geringer Menge von Kali- oder Natronlauge erfolgt der Austritt der Innenmasse rascher, und dann löst sich das ganze Gebilde vollständig auf. Durch Behandlung mit verdünnter Essigsäure erhält man einen klaren Einblick in den Bau der Körperchen Taf. II Fig. 15 *e f g*). Sie besitzen eine dicke Wandung, deren Umfang bei passender Lagerung nicht vollkommen kuglig, sondern an einer Stelle mehr oder weniger deutlich abgeplattet erscheint. Hier ist die Basis eines der Wand, die hier oft verdünnt ist, dicht aufsitzenden verschieden gestalteten, meist zapfenförmigen Körpers, der tief in den Innenraum vorspringt. Der letztere enthält eine klare Substanz, in welcher selten kleine Fetttröpfchen, gewöhnlich dagegen mehrere theilweise in lebhafter Molecularbewegung begriffene Eiweisskörnchen suspendirt sind, die mit jenen, welche frei im Plasma vorkommen, die grösste Aehnlichkeit haben. Farbstoffe werden von der Hülle und dem Zapfen energisch imbibirt, Jodlösung färbt dieselben Theile braun, dagegen bleibt die eingeschlossene Substanz immer farblos und bildet bei Zusatz von Alkohol oder Säuren keinen Niederschlag. Aus diesen Reactionen ergiebt sich also, dass die Hohlkugel und der Zapfen aus dichter plasmoider Substanz bestehen, während die eingeschlossene Innenmasse Wasser ist.

Diese Körper haben Veranlassung zu erheblichen Missverständnissen gegeben; besonders Ecker ist in einen verhängnissvollen Irrthum verfallen, indem er sie für die echten, mit Kern und Membran versehenen Embryonalzellen erklärte und ihre Entstehung auf einen Furchungsprocess des Eies zurückführte. Gegen diese Auffassung ergaben sich starke Bedenken schon aus der genauern Untersuchnng der Structur der ausgebildeten Körper, ihre Entwicklungsgeschichte erwies aber auf's Bestimmteste die Unrichtigkeit der Ecker'schen Angaben.

Das erste Auftreten dieser Körper — ich will sie Pseudozellen nennen — findet in regellos zerstreuten Gruppen statt, die jedoch zunächst auf die centralen Parthieen der Ausläufer und den Umfang des Kerntheils beschränkt sind, während die Enden der Ausläufer und die unmittelbare Umgebung der Keimbläschen frei bleiben. Ihre Entwickelung verläuft offenbar sehr rasch, denn man trifft in Eiern von annähernd gleicher Ausbildungsstufe entweder noch gar keine Andeutung von ihnen, oder sie sind schon in reichlicher Zahl und meist in fertiger Gestalt vorhanden. Indessen gelang es mir doch, mehrere Eier aufzufinden, welche unzweifelhafte und lückenlose Entwicklungsreihen von Pseudozellen darboten. Als Anfänge erscheinen sehr kleine kuglig umschriebene Verdichtungen im Plasma, die sich von den jungen noch nicht gefärbten Chlorophyllkörpern nur durch etwas stärkeres Lichtbrechungsvermögen unterscheiden. Indem sie sich vergrössern, entsteht in ihrem Innern eine Höhle (Taf. II Fig. 15 *a*), die zuerst genau in der Mitte gelegen ist, mit dem fortschreitenden Wachsthum aber diese centrale Lage verlässt und sich an einer Stelle der Oberfläche nähert (*b*). Hier erhebt sich darauf, frei in die Höhle hineinragend, auf breiter Basis ein niedriger kleiner Kegel (*c*), der später eine ungefähr linsenförmige Gestalt annimmt und endlich zu dem Zapfen auswächst. Da sich die Eiweisskörnchen schon früher ausgeschieden haben, ist hiermit die Entwicklung der Pseudozellen beendigt. Dass sie keine Zellen sind, unterliegt keinem Zweifel, und dem entsprechend nehmen sie auch gar keinen directen Antheil an dem Aufbau des Embryo, sondern bleiben intracellulare Formbestandtheile, die offenbar die Bedeutung aufgestapelter Reservestoffe haben und allmählich aufgezehrt werden.

Die vorstehende Beschreibung bezieht sich auf die Pseudozellen des Eies von H. viridis, jene der H. grisea und aurantiaca sind weniger characteristisch, da ihnen, bei sonst gleichem Bau, der eigenthümliche Zapfen fehlt, an dessen Stelle sich nur eine einfache Verdickung eines Theiles der Wand findet, welche oft mehr als die Hälfte des Innenraums einnimmt (Taf. II Fig. 15 *B.b*).

Trotz mancher Verschiedenheiten liegt es nahe, die Pseudozellen morphologisch den sogenannten Dotterkugeln der Eier der Wirbelthiere gleichzustellen, zumal auch die physiologische Bedeutung beider Gebilde auf dasselbe hinauszulaufen scheint. Indessen bleibt fraglich, ob ihre Bildungsprocesse identisch sind. Die Dotterkugeln sollen durch Quellung der kleinen Eiweisskörnchen entstehen, welche nach Gegenbaur innere Ausscheidungsproducte der Eizelle [1], nach Waldeyer in das Ei eingedrungene Bestandtheile der Granulosazellen sind [2]. In ihrem Aussehen und ihren chemischen Eigenschaften diesen ganz ähnliche Körnchen sind auch im Plasma des Hydraeies verbreitet, jedenfalls sind sie hier aber nicht die Vorläufer der Pseudozellen, sondern diese werden, wie wir gesehen haben, neben ihnen als circumscripte Verdichtungen des Plasmas angelegt.

In den Eiern anderer Hydroiden, die freilich alle in Alkohol oder Goadby'scher

[1] Müller's Archiv 1861, p. 491.

[2] Eierstock und Ei, p. 63.

Flüssigkeit conservirt waren, konnte ich bisher keine den Pseudozellen vergleichbare Formbestandtheile entdecken. Dagegen ersah ich aus der Beschreibung und den Abbildungen, welche LIEBERKÜHN von den »Keimkörnern« der Eier von Spongilla giebt [1], dass diese den Pseudozellen sehr ähnlich sind, und konnte mich an Alkoholpräparaten selbst davon überzeugen. Ihr Bau stimmt in der That vollkommen mit dem der Pseudozellen überein.

Die Pseudozellenbildung dauert in auf einander folgenden Nachschüben längere Zeit und führt zu einer dichten Anfüllung des ganzen Eikörpers, jedoch werden die einzelnen Pseudozellen, wenn sie auch noch so nahe zusammenrücken, immer durch dazwischenliegendes Plasma getrennt, und an der Oberfläche bleibt eine zuletzt sehr dünne Schicht frei von ihnen. Dabei vergrössert sich das Ei bedeutend, es stellt einen flachen, im grössten Durchmesser ca. 1,5 mm langen Körper dar, der in seinem ganzen Umfange in lauter Fortsätze zerfällt (Taf. II Fig. 10). Die Fortsätze laufen nicht mehr wie früher in Spitzen aus, sondern sind an den Enden kolbig angeschwollen und verschmälern sich meist gegen ihre Abgangsstelle, so dass sie im Ganzen eine keulenförmige Gestalt haben. Aber auch diese Form des Eies ist von kurzem Bestande: bald nachdem es seine grösste Flächenausdehnung erreicht hat, wird die Masse der Fortsätze allmählich in den Kerntheil eingezogen, das Ei wölbt sich halbkuglig mit glatter Oberfläche nach aussen vor, während an seiner dem Entoderm zugewandten etwas concaven Fläche noch einige dünne und spitzige Ausläufer sitzen; endlich verschmelzen auch sie mit der Hauptmasse, und diese rundet sich zu einem breiten Ovoid ab, dessen Spitze gegen das Entoderm gerichtet ist (Taf. II Fig. 16).

Wir haben das Keimbläschen verlassen als ein Bläschen mit deutlich doppelt contourirter Membran und einem gleichmässig verbreiteten granulirten Inhalt, in welchem eben der Keimfleck aufgetreten war. In diesem erscheint bald darauf ein auffallend stark lichtbrechendes Körperchen (Taf. II Fig. 11), das die grösste Aehnlichkeit mit einem Oeltröpfchen hat (SCHRÖN'sches Korn). Nach kurzer Zeit schwindet es wieder. Das Keimbläschen wächst bis zu 0,06 mm Durchmesser an, und zugleich vollzieht sich eine Sonderung seiner Innenmasse. Der grössere Theil derselben zieht sich von der Membran zurück und sammelt sich als ein dichter Klumpen um den Keimfleck an, während auf der Membran nur ein dicht anliegender äusserst dünner, aber ununterbrochener Ueberzug der plasmoiden Masse nachbleibt. Der Zwischenraum ist von wasserklarer Flüssigkeit erfüllt, jedoch steht die Wandschicht vermittelst zahlreicher zarter Fäden, welche den Flüssigkeitsraum durchsetzen, mit der Anhäufung um den Keimfleck in Verbindung (Taf. II Fig. 12). In diesem Zustande hat das Keimbläschen eine frappante Aehnlichkeit mit vielen Pflanzenzellen oder jenen Zellen, die HÄCKEL als Knorpel der Medusen und LIEBERKÜHN aus der Chorda des Frosches beschrieben haben. Bei der Grösse des Keimbläschens ist es leicht, dasselbe zu isoliren und der Behandlung mit chemischen Reagentien zu unterwerfen. Der körnige Inhalt verhält sich ihnen gegenüber ganz wie dichtes

[1] Müller's Archiv 1856, p. 14.

Plasma, die helle Zwischenmasse tritt in allen wasserentziehenden Lösungen exosmotisch vollständig aus, die Membran, welche eine sehr bedeutende Festigkeit und Elasticität besitzt, nimmt weder Farbstoffe auf, noch bräunt sie sich mit Jod, in ihrer Resistenz gegen Säuren und Alkalien nähert sie sich den Horn- und Chitinsubstanzen.

Zu der Zeit ungefähr, wenn im Ei die Pseudozellenbildung beendigt ist, tritt eine rückgängige Metamorphose des Keimflecks ein, er verliert seinen kreisförmigen Umfang und wird unregelmässig eckig, seine Substanz erscheint wie geronnen, dann zerfällt sie in kleine Stückchen, und diese werden, wie ich glaube annehmen zu dürfen, aufgelöst. Das Keimbläschen selbst, das, so lange das Ei den flachen amoebiformen Körper bildete, im Centrum desselben lag, wird mit der Abrundung des Eikörpers excentrisch gegen den nach aussen gerichteten Pol gedrängt, wo es dicht an der Oberfläche nur von einer ganz dünnen Plasmaschicht überzogen liegt. Hier beginnt nun auch seine Rückbildung, die in völligen Schwund ausläuft. Der körnige Inhalt verflüssigt sich mehr und mehr, zugleich tritt ein Theil desselben durch die Membran aus, denn diese, die bisher prall gespannt war, sinkt zu einem meist eiförmigen Schlauch zusammen, dessen Wandung verdickt und stellenweise gefaltet ist (Taf. II Fig. 13). Die noch übrig gebliebene compacte Innenmasse löst sich darauf in einzelne glänzende Körper auf, von rundlicher oder eckiger Form und sehr verschiedener Grösse, zwischen denen hin und wieder Tröpfchen eines flüssigen Fettes zerstreut sind. Die festen Partikeln liessen sich in Kalilauge leicht auflösen, dagegen konnte ich ihre Löslichkeit in Aether nicht mit Sicherheit feststellen. Der microchemische Nachweis von Fett durch Aether ist übrigens oft sehr schwierig, besonders wo man es, wie in diesem Falle, mit Substanzen zu thun hat, die in unlösliche Membranen eingehüllt sind. Ich bin sehr geneigt, die fraglichen Körper für Fett oder doch für jene eigenthümliche Modification eiweisshaltiger Stoffe, welche wir als sicheren Vorläufer der Verfettung aus so vielen pathologisch veränderten Geweben kennen, zu erklären, und demgemäss den Schwund des Keimbläschens auf eine fettige Degeneration zurückzuführen. Einmal glaube ich in diesem Stadium eine Oeffnung in der Membran gesehen zu haben; wenn dies ein normaler Befund ist, wäre es möglich, dass auch ihr fester Inhalt austritt und in das umgebende Plasma aufgenommen wird. Was aus der Membran selbst wird, kann ich nicht sagen; jedenfalls ist aber das ganze Keimbläschen schon lange vor Eintritt der Befruchtung bis auf jede Spur verschwunden.

Hand in Hand mit dem Wachsthum des Eies vollzieht sich eine Reihe von Veränderungen in den umliegenden Geweben. Gleich bei Beginn der Eibildung vergrössern sich die im Umfang des Ovariums gelegenen Zellen des Entoderms bedeutend und füllen sich dicht mit grossen Massen von Chlorophyllkörnern an. Diese zerfallen, es erfolgen neue Nachschübe, und wenn das Ei seine definitive Grösse erreicht hat, bestehen die Entodermzellen unter ihm zum grössten Theil ihrer Masse aus den dunklen Excretkörnchen, so dass der ganze Bezirk fast schwarz erscheint — ein hübscher Beleg für den intensiven Stoffwechsel, der sich auf diese Stelle concentrirt.

Das Wachsthum des Ovariums dauert, nachdem das Ei entstanden ist, noch eine Zeit lang fort, jedoch vermehren sich seine Zellen nicht mehr, sondern die vorhandenen und besonders jene kleinen in den Randwülsten aufgehäuften Zellen nehmen an Grösse zu und breiten sich in Form von Plättchen aus. Späterhin quellen sie etwas, ihr Plasma bekommt ein eigenthümlich glasiges Ansehen, der Kern wird grobkörnig, es scheiden sich einzelne Fetttröpfchen aus und endlich zerfallen sie, dem Ei offenbar reichlich Nahrung darbietend. Beim Durchbruch des Eies ist das Organ bis auf einige zerstreute spärliche Ueberreste zu Grunde gegangen.

Die äussere Schicht des Ectoderms, die das Ovarium überzieht, erfährt nur passive Veränderungen, indem sie durch den Druck des wachsenden Eies sackförmig ausgestülpt wird und so als dichtanliegende Hülle das Ei umschliesst (Taf. II Fig. 16 *a*). Der zellige Bau dieser Schicht tritt jetzt auch schon während des Lebens sehr deutlich hervor. Nun ist aber wol zu beachten, dass das Ovarium und das Ei von Hause aus zwischen jener oberflächlichen Zelllage des Ectoderms und der Muskellamelle eingeschaltet liegen: bei der enormen Ausdehnung, die das Ei gewinnt, und bei der Abrundung desselben werden die Zellkörper, welche seine Hülle zusammensetzen, weit aus ihrer ursprünglichen Lage verdrängt, und da ihre, in der Lamelle verlaufenden, Muskelfortsätze auf der innern Seite des Eies sich befinden, so können diese nur entweder von den Zellkörpern abreissen, oder sie müssen, wenn sie dem Zuge der letztern folgen sollen, aus ihrer Verbindung gelöst und zugleich seitlich verschoben werden. Dies findet in der That statt. Nach Behandlung mit verdünnter Essigsäure ist es sehr leicht, die Hülle von dem Ei abzuheben; man sieht dann, dass auf der innern Fläche derselben eine Schicht feiner Fasern sich ausbreitet, und isolirt man die einzelnen Elemente, so erhält man lauter Zellen, die einen deutlichen Kern enthalten, und in einen oder mehrere sehr feine oft korkzieherartig gewundene plasmatische Fortsätze auslaufen (Taf. II Fig. 14). Die Länge derselben variirt beträchtlich, ist aber immer sehr bedeutend — bis zu 0,2^{mm}. Was mir mit Anwendung künstlicher Mittel nie in der Vollkommenheit gelingen wollte, ist hier auf natürlichem Wege durch den ganz allmählich sich steigernden Druck des wachsenden Eies geleistet: die Neuromuskelzellen werden mit vollständiger Erhaltung wenigstens eines Muskelfortsatzes frei präparirt, freilich mit Verlust des normalen gegenseitigen Lageverhältnisses beider Theile der Zelle.

Die Bildungsgeschichte des Hydraeies war bisher ziemlich unbekannt, und was darüber in einzelnen Angaben vorliegt, ist meist nicht richtig. Dass dem Ei die Bildung eines besondern Organs vorausgeht, dass das Ei sich erst aus einer Zelle dieses Ovariums entwickelt und nicht unmittelbar aus einem ursprünglichen Formelement des Körpers, ist von den frühern Beobachtern übersehen worden. Leydig scheint das Ei in seiner amoeboiden Gestalt gesehen zu haben, denn er sagt: »Unter der glashellen farblosen Cutis sammelt sich nach und nach Dottermasse an. Letzteres geschieht unter der Bildung von ornamenten-ähnlichen Formen«[1]. Auch hat er das Keimbläschen aufgefunden[2].

[1] Die Dotterfurchung nach ihrem Vorkommen in der Thierwelt und nach ihrer Bedeutung. Isis 1848, p. 164.

[2] Ich bin hier in der seltenen Lage, die Priorität der Entdeckung eines Autors gegen den Autor selbst verthei-

Ecker ist wol vorherrschend durch die falschen Anschauungen, welche er sich von dem Bau des Hydrakörpers gebildet hatte, verhindert worden, eine richtige Erkenntniss des Wesens und der Bedeutung des Eibildungsprocesses zu gewinnen. Die erste Anlage des Eies erfolgt nach ihm durch Ablagerung kleiner Dotterkörnchen, die in der glashellen äussern Körperschicht zerstreut umher liegen »und durch eine sarcodeartige Substanz zu einer zähen Masse verbunden sind«. Wenn das Ei eine schwache Erhebung darstellt, treten in dieser Dottermasse helle bläschenförmige Kerne mit Kernkörperchen auf. Diese vermehren sich durch Theilung, und indem sich darauf die Substanz des Eies um die eingestreuten Kerne ansammelt, zerfällt dasselbe allmählich in eine Menge theils kugliger, theils durch gegenseitigen Druck abgeflachter polygonaler Körper. Dies ist der Furchungsprocess der Hydraeies, und jene Körper sind die Furchungskugeln. Letztere besitzen zunächst noch keine Membran, aber noch ehe das Ei sich vollkommen abgerundet hat, umgeben sie sich mit einer solchen und wandeln sich damit zu Embryonalzellen um, die theils frei, theils »einzeln oder zu mehreren in inselförmigen Massen einer durchsichtigen Intercellularsubstanz eingeschlossen« sind [1].

Ich habe mir Mühe gegeben, diese Angaben auf wirklich vorhandene Verhältnisse zurückzuführen, und ich meine, das ist mir auch gelungen. Was Ecker für die erste Anlage des Eies hält, ist das ganze Ovarium. Bei ungenügender Präparation erscheint dasselbe allerdings als eine dem Ectoderm eingebettete, unregelmässige, dunkelkörnige Masse, und die geringe Grösse der Zellen, namentlich aber ihrer Kerne, sowie die Beschaffenheit des Plasmas erschweren das Erkennen der Structur. Die Kerne, welche im Ei auftreten sollen, sind zwar Kerne, aber weder neuentstanden, noch zum Ei gehörig — es sind die alten, nur grösser und deutlicher gewordenen der Zellen des Ovariums. Die Annahme freier Kerne kann durch die geringe Mächtigkeit des Zellkörpers begünstigt werden. Das spätere Wachsthum dieser Zellen hat Ecker als Ansammlung von Dottermasse um präformirte Kerne aufgefasst und den Process für die Furchung erklärt. Ganz gewiss sind die »Furchungskugeln«, die er beschreibt und in Fig. VIII seiner Tafel abbildet, nichts anderes, als Zellen des Ovariums, welche durch den Einfluss von Wasser zu dickern, mehr rundlichen Körpern aufgequollen sein mögen. Dass aus ihnen sich die sogenannten Embryonalzellen entwickeln, ist eine irrthümliche Annahme, die nur bei Voraussetzung sehr oberflächlicher Beobachtungen erklärlich erscheint. In den Ecker'schen Embryonalzellen haben wir schon früher jene merkwürdigen Formbestandtheile des Eiplasmas, die Pseudozellen, erkannt und zugleich ihre Entstehung und Bedeutung angegeben:

---

digen zu müssen. Leydig hat nämlich späterhin dem entschiedenen Widerspruch v. Siebold's, Laurent's und besonders Ecker's gegenüber seine Behauptung zurückgenommen und zugegeben, dass er durch ein zufällig in die zerdrückte Dottermasse gerathenes zelliges Element getäuscht worden sein könne (Naturgeschichte der Daphniden, p. 63, Anmerk.) Ich glaube, dass er zu misstrauisch gegen seine Jugendarbeit gewesen ist. Denn bei der Grösse und leichten Isolirbarkeit des Keimbläschens, bei der Unmöglichkeit, es mit irgend einem andern Formbestandtheil des Hydrakörpers zu verwechseln, ist es gewiss schwieriger, dasselbe zu übersehen, als es zu finden.

[1] Entwicklungsg. d. g. Armpolypen, p. 11.

[2] Ibid. p. 13.

die angebliche dicke Zellmembran ist die plasmoide Wand, der wandständige Kern ist die zapfenförmige Verdickung, und der zähflüssige Zellleib ist der wässrige Inhalt derselben. Es ist eine eigenthümliche Tücke des Schicksals, dass Ecker, während er die Existenz aller der verschiedenartigen, den Hydrakörper zusammensetzenden Zellen stricte leugnet, gerade jene Gebilde für Zellen comme il faut anerkennen musste, die weder in ihrer Genese, noch in ihrem Bau, noch in ihren physiologischen Leistungen irgend wie dem Character von Zellen entsprechen.

Neuerdings hat man behauptet, dass die ausgebildeten Eier aller Thiere nicht Zellen, sondern zusammengesetzte Bildungen seien. Mit Rücksicht darauf habe ich auch beim Hydraei die Möglichkeit eines Zusammentretens genetisch ungleichartiger Formbestandtheile fortwährend scharf in's Auge gefasst, aber ich brauche nur auf den geschilderten Entwicklungsgang hinzuweisen, um die Thatsache zu begründen, dass das Ei der Hydra, trotz all der wichtigen Umwandlungen, die sich in ihm vollziehen, doch den morphologischen Werth, welchen es im Augenblick seines Entstehens aus einer indifferenten Zelle des Ovariums besass, durchaus beibehält, dass es mit einem Wort eine einfache Zelle bleibt — die sich indessen von allen übrigen gerade durch den hohen Grad ihrer ebenso sehr selbständigen wie vielseitigen Ausbildung und Entwicklungsfähigkeit unterscheidet.

Kann demnach jener Satz als allgemeines Gesetz nicht bestehen, so fragt sich, inwieweit er überhaupt Berechtigung hat. Die morphologische Gleichwerthigkeit der Eier ist das Fundament der vergleichenden Entwicklungsgeschichte und in weiterer Instanz auch das der vergleichenden Anatomie. Wenn die Entstehung und der Bau des Vogeleies derart wäre, wie His angenommen hat, wenn dasselbe wirklich aus einem Hauptdotter und einem Nebendotter bestände, die beide ebenso verschieden in ihrem Ursprunge wie in dem selbständigen Antheil, welchen sie an dem Aufbau des Embryonalleibes nehmen, sind, dann wäre sein Vergleich mit einer einfachen Eizelle als unstatthaft zurückzuweisen und consequenterweise auch die Gleichstellung der aus dem einem oder dem andern hervorgegangenen Bestandtheile des Thierleibes höchstens in ganz beschränktem Sinne möglich. Die His'sche Theorie hat in der ausgezeichneten Arbeit Waldeyer's ihre Widerlegung gefunden, aber von andern Gesichtspunkten aus vertheidigt Waldeyer selbst die Lehre vom zusammengesetzten Bau der Eier auf's Entschiedenste. Es kann meine Absicht nicht sein, hier eine eingehende Kritik seiner Beweisführung zu versuchen, zumal meine Erfahrungen über die Eibildung in den verschiedenen Classen des Thierreichs nicht umfassend und vollständig genug sind, um mich auf sie zu berufen. Nur eine Bemerkung möge man mir gestatten. Waldeyer's Hauptgrund ist der: in das Plasma der jungen Eizelle (Primordialei) dringen — wahrscheinlich — Bestandtheile der Granulosaepithelzellen ein, und diese werden nicht assimilirt, sondern bleiben erhalten und gestalten sich durch einige Veränderungen zu den (nichtzelligen!) Elementen des sogenannten Nebendotters; folglich ist das reine Ei keine einfache Zelle, sondern ein aus zwei genetisch ungleichartigen Factoren zusammengesetztes eigenthümliches Gebilde. Ich will annehmen, die Einwanderung solcher Theilchen der Granulosazellen sei eine ausgemachte Thatsache — auch dann erscheint dieser

Schlusse durchaus willkürlich. Denn es steht Nichts der Auffassung entgegen, die in jenem Vorgang nur einen besondern Modus der Ernährung anerkennen will, durch welchen die ursprüngliche morphologische Wertigkeit des Eies in keiner Weise alterirt werden kann. Seitdem wir wissen, dass die meisten thierischen Zellen nicht in geschlossene feste Membranen eingehüllt sind, besteht die Nöthigung nicht mehr, ihre Ernährung nur durch endosmotische Aufnahme von Lösungen vermittelt zu denken. Beobachtung und Experiment haben im Gegentheil bewiesen, dass viele Zellen feste Körper, die man ihnen darbietet, mit grosser Energie sich einzuverleiben im Stande sind, und Waldeyer sagt selbst: ich halte es für sehr wahrscheinlich, dass nicht bloss die Epithelzellen der Graaf'schen Follikel, sondern auch die Epithelien vieler anderer Organe einen Theil ihres Wachsthums-, Vermehrungs- und Ernährungsmaterials auf diese Weise beziehen und also vom Blute aus nicht bloss getränkt, sondern [illegible] wie mit fester Kost gespeist werden[1]. Wenn daher das Eindringen fester, von benachbarten Zellen ausgeschiedener Nährstoffe in den Eikörper nichts dem Begriff der Zelle widersprechendes ist, so kann doch auch unmöglich darin dieser Widerspruch liegen, dass die aufgenommenen Theilchen nicht gleich verschwinden, sondern längere Zeit hindurch erhalten bleiben. Warum sollte das bei andern Zellen, wenn ihre Einnahmen über den augenblicklichen Bedarf hinausgehen, nicht auch vorkommen? Und gesetzt, hier läge wirklich ein nur dem Ei eigenthümliches Verhalten vor, dürfte dies genügend sein, um dasselbe in der ganzen Bedeutung seiner ursprünglichen morphologischen und physiologischen Individualität wesentlich zu verändern? Ich glaube kaum. Die Thatsache an sich wäre keineswegs wunderbar, sondern sehr verständlich. Um seinen zukünftigen Leistungen nachkommen zu können, ist das Ei genöthigt, so lange die Gelegenheit noch geboten ist, so viel als möglich kräftigende Stoffe vom mütterlichen Körper an sich zu reissen. Diese unmittelbar umzusetzen und zu verwerthen besitzt es in seinem derzeitigen Zustande keine Veranlassung oder vielleicht noch nicht die Fähigkeit; sie werden im [illegible] eingeschlossen oder in einer vorläufigen Bearbeitung aufbewahrt, als wichtiger Reservefond für die [illegible] Ansprüche kommender Zeiten der Entwicklung. Wo, wie beim [illegible], die Nahrungsstoffe wohl ausschliesslich in gelöster Form bezogen werden, auch da sehen wir, wie die Thätigkeit des Zellleibes nicht auf gleichmässiges ausbreitendes Wachsthum gerichtet, sondern durch innere Ausscheidungen und Condensirungen des aufgenommenen Stoffes für die Zukunft besorgt ist.

Die Durchbrechung der Eihülle und die Befruchtung.

Bald nach dem Verschwinden des Keimbläschens zieht sich das Ei zusammen, wobei es eine nicht unbeträchtliche Menge wasserklarer Flüssigkeit ausstösst, welche sich zwischen seiner Oberfläche und der Eihülle ausbreitet. Regelmässig werden dabei auch ein paar Körnchen der Eisubstanz selbst herausgepresst, kleine Plasmakügelchen, in welchen meist [illegible]

[1] Eierstock und Ei, p. [illegible]

Pseudozelle eingebettet ist. Sie sind entweder in das Gewebe der Hülle eingedrückt oder liegen frei in dem mit Flüssigkeit erfüllten Flächenraum. Es sind dies die von den Eiern vieler anderen Thiere bekannten sogenannten Richtungsbläschen; ganz bedeutungslos für die weitere Entwicklung des Eies gehen sie langsam zu Grunde.

Durch die Ausscheidung der Flüssigkeit ist die Spannung der Eihülle offenbar nicht vermindert, sondern im Gegentheil wahrscheinlich noch erhöht worden. Denn kurze Zeit darauf weichen die Zellen am Scheitelpunkt der Hülle aus einander, es entsteht eine ziemlich enge Oeffnung, durch welche die Flüssigkeit sofort abfliesst. Die Hülle legt sich wieder dicht der Oberfläche des Eies an und übt einen starken Druck auf dasselbe aus, in Folge dessen ein Theil des leicht verschiebbaren Eiplasmas in die Lücke hineingedrängt wird, welche es wie ein Propf verschliesst. Indem immer mehr Masse von innen nachrückt, erhebt sich der austretende Theil des Eies zunächst papillenartig über das Niveau der Hülle, dann rundet er sich kuglig ab, das Ei erhält, in der Mitte eingeschnürt, eine sanduhrförmige Gestalt, und endlich liegt es ganz frei nach aussen. Es ist klar, dass bei diesem Ereigniss das Ei sich durchaus passiv verhält: vermöge der Contractilität ihrer Muskelfortsätze zieht sich die Hülle zusammen und zugleich über das Ei weg, welches unter bedeutender Aenderung seiner Form durch die vorher entstandene enge Oeffnung hinausgedrückt wird. Wenn man sich den Vorgang vorstellt, wie das Zusammensinken eines hohlen, an einer Stelle durchbohrten Gummiballes, aus welchem man durch Einstülpen der Wand von einer Seite her alle Luft vertreibt, so hat man zugleich ein ungefähres Bild des schalenförmigen doppelwandigen Organs, das aus der Hülle des Hydraeies entsteht. In der centralen Oeffnung der concaven äussern Wand dieses »Fussgestells« oder Eiträgers bleibt ein kleiner in eine Spitze ausgezogener Theil des Eikörpers stecken und wird hier durch den Druck des umgebenden contractilen Gewebes festgehalten; mir scheint wenigstens das starke Haften des Eies an dem mütterlichen Körper aus der Adhäsion der sehr beschränkten Berührungsflächen allein nicht erklärlich.

Das frei in das Wasser hineinragende nackte Ei wird nun auch befruchtet. Einzelne Hoden entleeren ihren Inhalt in der früher beschriebenen Weise, die Spermatozoen verbreiten sich im Wasser, und wo sie mit dem Ei in Berührung kommen, setzen sich ihre Köpfe an der Oberfläche desselben fest, während die peitschenden Schwingungen des Fadens noch längere Zeit fortdauern. Ein wirkliches Eindringen der Samenkörper in das Ei habe ich nicht beobachten können. Dass, wie Max Schultze beschreibt, das Thier bei der Befruchtung das orale Ende seines Körpers krümmt und indem es die Hoden gegen das Ei presst, dieses mit Samen übergiesst, mag wol einmal zufällig vorkommen, Regel ist es nicht; nebenbei ist Max Schultze im Irrthum, wenn er glaubt, in den von ihm beschriebenen Fällen die Befruchtung gesehen zu haben, da er bestimmt gar nicht das Ei, sondern den mit einer dicken Schale umgebenen gefurchten Keim vor sich gehabt hat [1].

[1] Beobachtung der Samenthierchen, der Eibildung, der Selbstbefruchtung und des Auskriechens der Jungen

Es ist eine interessante in der Neuzeit vielfach geprüfte Frage, wo bei Hermaphroditen Selbstbefruchtung, wo wechselseitige Befruchtung stattfindet. Dass die Hydra zu den selbstbefruchtenden Zwittern gehört, kann keinem Zweifel unterliegen, da auch bei Thieren, die in strengster Isolirhaft sassen, die Eier sich normal entwickelten. Andrerseits kommen, wie ich schon erwähnte, ausnahmsweise Exemplare vor, welche gar keine Hoden bilden: wurden diese frühzeitig isolirt, so gingen die Eier, wie vorauszusehen war, zu Grunde, lebten sie dagegen in Gemeinschaft mit hermaphroditischen Genossen, so vollzog sich der Entwicklungsgang des Eies ganz regelmässig. Hier war also sicher die Befruchtung von einem andern Individuum ausgegangen.

Die Furchung.

Die Form des Eies von Hydra viridis, wenn es eben die Hülle verlassen hat, ist gewöhnlich die eines mehr als halbkugligen Segments, auf dessen Schnittfläche ein in der zurückgezogenen Hülle steckender, niedriger Kegel aufsitzt. Man kann diese Form im Allgemeinen bestimmen durch drei einander rechtwinklig schneidende Linien, von denen die erste von der Spitze des Kegels zu dem gegenüber liegenden Punkte der Kugeloberfläche geht, also in die Richtung eines Radius des Querschnitts des mütterlichen Körpers fällt; die zweite ein Durchmesser des grössten Kreises des Kugelabschnitts und der Längsaxe des Thiers parallel; die dritte gleichfalls ein Durchmesser des grössten Kreises, aber der Tangente an dem Berührungspunkte des Eies mit dem Körper parallel ist. Der Bequemlichkeit wegen werde ich diese Linien kurz als ersten, zweiten und dritten Durchmesser des Eies bezeichnen.

Die früheste wahrnehmbare Veränderung geht an dem vom Körper abgewandten Ende des ersten Durchmessers vor sich: es entsteht hier eine flache Erhebung, die sich gegen ihre Umgebung deutlich abgrenzt und bald eine glatte Oberfläche, bald eine schwindende und wieder auftretende Runzelung zeigt (Taf. IV Fig. 1). Nach kurzer Zeit verliert sich die Begrenzung, es lässt sich jedoch nachweisen, dass eine Verlängerung des Eies in der Richtung des ersten Durchmessers stattgefunden hat und fortdauert, so dass dieser Durchmesser, der bisher der kleinste war, der grösste wird und das Ei die Form eines Ellipsoids annimmt, dessen dem Körper zugewandter Pol in eine kleine Spitze ausgezogen bleibt (Taf. IV Fig. 2). Hat die Verlängerung des ersten Durchmessers eine Zeit lang gedauert und einen gewissen Höhepunkt erreicht, so tritt eine rückläufige Bewegung ein; der zweite und dritte Durchmesser vergrössern sich auf Kosten des ersten, und das Ei nähert sich wieder der Kugelform. Indem diese erreicht ist, oder auch etwas später entstehen plötzlich da, wo die erste Erhebung stattfand, zwei bis drei zarte pseudopodienartige Fortsätze, und gleichzeitig bemerkt man zwischen denselben eine flache Vertiefung, deren Längsrichtung so verläuft, dass eine obere und untere Hälfte des Eies markirt wird — wenn man nämlich den tentakeltragenden Theil des Thiers als

---

von Hydra; Anhang zu der HORNSCHUCH'schen Uebersetzung von STEENSTRUP's Untersuchungen über das Vorkommen des Hermaphroditismus in der Natur 1846, p. 117.

oben, den Fuss als unten bezeichnet. Die Ränder dieser ersten Anlage der Furche (Taf. IV Fig. 3) erheben sich ein wenig, zahlreichere Fortsätze gehen von ihnen aus, die sich über den Eingang der Furche zusammen wölben und ihn verengen, ohne jedoch einen Verschluss hersustellen. Dabei nähern sich die Ränder einander, so dass aus der flachen Einsenkung eine schmale Rinne entsteht, die in der Profillage als scharfer keilförmig in das Ei eindringender Spalt erscheint. Indem darauf die Furche peripherisch und in die Tiefe fortschreitet, erweitert sich ihr Grund wieder und flacht sich ab; der scharfe Einschnitt geht in einen breiten rundlichen Ausschnitt über, dessen offene Seite von stumpfzackigen Ausläufern eingefasst und beträchtlich verengt ist (Taf. IV Fig. 4). Dies sehr eigenthümliche Bild ist auch nur von kurzer Dauer, die Fortsätze werden allmählich eingezogen, die Furche wird immer schmäler, bis sie wieder einen feinen, nun aber schon ziemlich tiefen Spalt darstellt. Hat dieser ungefähr den dritten Theil des Eies durchschnitten, so legen sich, von aussen beginnend, seine Seitenflächen an einander und verschliessen die Furche bis auf den vordringenden Grund, welcher bei passender Lagerung immer ein offenes Lumen erkennen lässt, die Furche sieht wie ein den Eikörper quer durchbohrender enger Canal aus. Die Trennungsflächen berühren sich in ihrer bei weitem grössten Ausdehnung und adhäriren sehr fest, so dass bei dem Versuche, sie aus einander zu ziehen, meist das Plasma einreisst; nach innen bleibt, wie gesagt, nur der Grund der Furche offen, und äusserlich deutet bloss eine oft schwer wahrzunehmende feine Linie die Trennung an. Die Umgebung des Grundes ist mit mehr oder weniger zahlreichen kommenden und schwindenden Pseudopodien besetzt, und gegen Ende der Theilung wird die Furche wiederum breiter und öffnet sich mehr. Schliesslich sind beide Seiten nur durch eine schmale Brücke verbunden, diese wird immer mehr ausgezogen: endlich reisst sie durch und damit ist die Theilung des Eies in zwei Keimzellen vollendet.

Mit der Ausbildung der Furche ist eine fortwährende Veränderung der Gesammtform des Eies verknüpft, und zwar findet eine Vergrösserung des zweiten, auf der Trennungsebene senkrecht stehenden, Durchmessers mit proportionaler Abnahme der beiden andern Durchmesser statt. Ich habe eine grosse Reihe möglichst genauer Messungen angestellt, welche beweisen, dass dies Verhalten ein entschieden gesetzmässiges ist, was sich bei jedem Ei, auch der beiden andern Arten, mit nur sehr wenigen Abweichungen wiederholt. Freilich konnten meistens nur die beiden gleichzeitig zu übersehenden Durchmesser bestimmt werden, den dritten, dessen Richtung in die Axe des Microscops fällt, mit gleicher Genauigkeit zu messen, gelingt nicht immer, da die nothwendige Umlagerung des Eies nicht leicht ist und oft so viel Zeit erfordert, dass die Messung für den Vergleich mit der vorherigen der beiden andern Durchmesser unbrauchbar wird. Soviel lässt sich aber mit völliger Sicherheit constatiren, dass die Tiefe der Furche stets im geraden Verhältniss zur Grösse des zweiten, im umgekehrten zu der des ersten und dritten Durchmessers steht. Die beiden eben entstandenen Keimzellen liegen mit ihren ebenen Trennungsflächen fest an einander und bilden zusammen einen cylindrischen Körper mit abgerundeten Enden, dessen Höhe sich zu seinem Durchmesser ungefähr wie 9 : 13 verhält (Taf. III Fig. 17).

Der ganze Vorgang vom ersten Erscheinen der Furche bis zur vollendeten Theilung dauert 2—2½ Stunden. Dann runden sich gewöhnlich auch die Trennungsflächen der beiden Zellen ab, diese nehmen Kugelform an, und dadurch wird die gegenseitige Berührung entweder vollständig oder bis auf einen Punkt aufgehoben. In dieser Form ruhen sie eine kurze Zeit, bis neue Bewegungen die Bildung der zweiten Furche einleiten. Zuweilen habe ich jedoch diesen Ruhezustand vermisst und die Keimzellen bereiteten sich unmittelbar nach Beendigung der ersten Theilung zur zweiten vor. Ihre Bewegungen sind jetzt äusserst lebhaft und führen nicht allein zu Formveränderungen, sondern auch zu Locomotionen, indem die Lage der beiden Zellen sowohl zu einander als auch zum mütterlichen Körper sich ändert. Die Pseudopodienbildung ist viel entwickelter als bei der ersten Theilung, sie geht meist von den Trennungsflächen aus, und dann sind die Fortsätze zart und dünn, aber auch von den übrigen Flächen erheben sich vielfach niedrige Buckel auf breiter Basis (Fig. IV Fig. 8—11). Bewegungen der festen Einschlüsse des Plasmas lassen sich sehr deutlich wahrnehmen.

Während dessen findet eine Verlängerung des dritten Durchmessers statt, und die beiden näher rückenden Zellen legen sich der Länge nach an einander. Der dritte Durchmesser wächst, der erste und zweite nehmen ab. Wenn diese Formveränderung eine gewisse Ausdehnung erreicht hat, beginnt jederseits eine unregelmässige von vielen Pseudopodien besetzte Einsenkung der Innenflächen der beiden Zellen, die sich bald zu einem quer verlaufenden Spalt gestaltet. Das weitere Einschneiden desselben geschieht in ganz ähnlicher Weise wie bei der ersten Theilung, nur steht hier der dritte Durchmesser senkrecht auf der Theilungsebene, und dieser vergrössert sich in dem Maasse, wie die Theilung vorrückt. Die Vollendung der Trennung durch Zerreissen des letzten verbindenden Plasmastranges lässt sich hier genauer beobachten als bei dem ersten Furchungsstadium, wo die zuletzt erhaltene Verbindung von dem Eiträger verdeckt war; man sieht, wie der Strang brückenartig über den Grund der Furche ausgespannt ist. Die Uebergangspunkte desselben in die Masse der entstehenden Zellen entfernen sich von einander, die Furche wird breiter und der Strang länger und dünner. Oft währt diese Bewegung nicht ununterbrochen fort, sondern die Theile nähern sich wieder, und dann wird das Verbindungsstück auch kürzer und dicker, zuletzt gehen aber die Uebergangsstellen so weit aus einander, dass die Dehnung zu stark wird: an irgend einer Stelle, meist da, wo ein grösserer eingelagerter Körper die Cohäsion des Plasmas beeinträchtigt, reisst der Strang, seine beiden Theile runden sich an den Enden knopfförmig ab und verschwinden rasch in der Masse der Zellen.

Die Pseudopodienbildung hört nun auf; die vier eben entstandenen Keimzellen nehmen Kugelform an und liegen, sich nur an einzelnen Punkten berührend, den Winkeln eines Quadrats entsprechend angeordnet in einer Ebene.

Die Zeitdauer der zweiten Theilung beträgt 3—3½ Stunden, jedoch verhalten sich beide Seiten nicht ganz gleich — die eine pflegt der andern um einige Minuten voraus zu sein.

Aus der eben beschriebenen Anordnung der vier Zellen geht durch Verlängerung der-

selben in der Richtung des ersten Durchmessers und Verlust des kreisförmigen Umfangs mit gleichzeitigem Auseinanderrücken eine Form des Keims hervor, welche als typisch für die Viertheilung von den Eiern vieler Thiere bekannt ist: es ist dies eine durch zwei meridionale Furchen zerlegte, aus vier Sectoren zusammengesetzte Kugel (Taf. III Fig. 18). Dieser Zustand ist die Einleitung zur Bildung der dritten äquatorialen Furche. Die Entwicklung derselben ist schwer in ihren Einzelheiten zu verfolgen, da sie, wie die zweite meridionale und alle folgenden, von den nach dem Mittelpunkte des Keims gerichteten Flächen der Zellen ausgeht und durch die Undurchsichtigkeit der Eimasse dem Anblick entzogen ist. Die Pseudopodienbildung ist nicht sehr lebhaft, die Vollendung der Theilungen durch Zerreissen der Brücken geht ebenso wie in den früheren Stadien vor sich. Hierauf runden sich alle acht Zellen zu Kugeln ab und ordnen sich nach den Ecken eines Würfels an. Später rücken sie mehr zusammen und platten ihre Berührungsflächen ab, während die Aussenflächen gekrümmt bleiben. Der Keim wird in Folge dessen wieder kuglig.

Von jetzt ab lassen sich die Theilungen unmittelbar nicht mehr beobachten, man muss, um eine Uebersicht der immer zahlreicheren, den Keim zusammensetzenden Theile zu gewinnen, das Aneinanderhaften derselben vermittelst verdünnter Säuren beseitigen, und dadurch wird natürlich die Weiterentwicklung aufgehoben, sowie eine, wenn auch im Ganzen nicht bedeutende Veränderung der Formen hervorgerufen. Leicht lässt sich indessen feststellen, dass die zunächst entstehenden Theilungsebenen so situirt sind, dass sie zwei in gleichen Abständen vom Aequator verlaufende, Breitenkreisen entsprechende, Furchen darstellen. Die vierte Furchungsperiode führt also zur Bildung von sechzehn Zellen. Doch ist nun die Isochronie der Einzeltheilungen schon beträchtlich gestört: man findet nur selten Keime von sechzehn Zellen, gewöhnlich sind neben einer Anzahl Sechzehntel-Zellen noch mehrere Achtel-Zellen vorhanden; letztere zeigen aber immer durch einen mehr oder weniger tiefen Einschnitt, dass sie in Theilung begriffen sind und sich nur etwas verspätet haben. Weiter besteht der Keim aus zweiunddreissig Zellen, dann aus vierundsechzig u. s. w., woraus hervorgeht, dass auch in den späteren Stadien der Modus der Zellvermehrung die überall gleichmässige Zweitheilung ist.

Die Form des Keims bleibt von der Vollendung der Aequatorialfurche ab im Allgemeinen kuglig, nur hin und wieder drängen sich einzelne Zellen nach aussen vor und machen den Contour unregelmässig; die Gesammtform entspricht also nicht mehr den Formveränderungen der Zellen, die den früher beschriebenen, mit Ausnahme der fast völlig mangelnden Pseudopodienbildung durchaus analog sind. Bei jeder Zelle ist stets der Durchmesser, welcher auf der Trennungsfläche senkrecht steht, der Tiefe der Continuitätstrennung proportional verlängert. Dass die Uebereinstimmung der Form des Ganzen mit der der constituirenden Theile fehlt, erklärt sich einfach aus der Anordnung der letzteren, deren Theilungsebenen nicht mehr parallel liegen können.

Die Beschaffenheit der Oberfläche des Keims wechselt mit der Zahl der Zellen, bei zweiunddreissig hat sie das höckerige Aussehen der »Maulbeerform« (Taf. III Fig. 19), später

wird sie immer feinkörniger und endlich ganz glatt. Diese Ausglättung ist nicht etwa nur scheinbar, hervorgerufen durch extreme Kleinheit der Zellen, diese sind im Gegentheil nach der definitiven Beendigung der Furchung noch verhältnissmässig gross, sondern es findet factisch eine Ausfüllung der Zwischenräume an den Zellengrenzen statt, indem einzelne Zellen mit membranösen Fortsätzen auf die runde Oberfläche der benachbarten übergreifen. Ohne Anwendung von Reagentien ist der Keim in diesem Zustande gar nicht von dem ungefurchten Ei zu unterscheiden.

Die Keimzellen sind ihrer Zusammensetzung nach unveränderte Theile des Eies: wie dieses besteht jede derselben aus der plasmatischen Grundsubstanz, welcher Dotterkörnchen, Chlorophyllkörner und Pseudozellen, je nach ihrer Grösse, in grösserer oder kleinerer Zahl eingelagert sind. Nur schien mir, dass die Gesammtzahl der Chlorophyllkörner vermindert wäre. Liesse sich dies sicher nachweisen, so wäre wol anzunehmen, dass aus ihnen die relativ gewiss sehr bedeutende mechanische Kraft, die für die zahlreichen und andauernden Theilungen nöthig ist, durch den Stoffwechsel disponibel gemacht wird.

Nach Beendigung der Furchung lassen sich zwei Formen von Keimzellen unterscheiden: die einen sind ziemlich hoch, einem Cylinderepithel ähnlich; sie bilden als einschichtige Lage die Oberfläche des Keims; die andern, polygonal durch gegenseitigen Druck abgeplattet, setzen die innere Hauptmasse desselben zusammen. Alle diese Zellen sind nackte und anfangs auch kernlose Plasmastücke. Nachdem sie einige Stunden unverändert geblieben sind, bemerkt man, besonders deutlich an den prismatischen Zellen der äussern Lage, einen hellen kreisrunden Fleck, der sich bei näherer Betrachtung als ein kugliger Tropfen einer ganz klaren, stark eiweisshaltigen Flüssigkeit zu erkennen giebt. Bei diesen Zellen liegt er immer nahe unter der freien Oberfläche, bei den andern gleichfalls excentrisch an einer Seite. Später schliesst jeder Tropfen ein stark lichtbrechendes Körperchen ein, zuweilen auch zwei. Es unterliegt wol keinem Zweifel, dass diese Gebilde als Kerne aufzufassen sind. In Bezug auf ihre Genese habe ich durch vergleichende Messungen und Zählungen festgestellt, dass sie nachträglich in vorher kernlosen Zellen entstehen und sich nicht gleichzeitig in allen Zellen des Keims bilden, sondern zuerst in den oberflächlichen und erst nach und nach in den centralen. Anfänglich erscheinen sie blass und haben keine ganz deutliche Abgrenzung gegen das Plasma, bald aber wird dieselbe sehr scharf, und indem zugleich ihr Lichtbrechungsvermögen zunimmt, setzen sie sich bestimmt von dem Zellkörper ab. Diese Entstehungsweise entscheidet gegen eine Möglichkeit, die ich berücksichtigen zu müssen glaubte, nämlich die Verwandlung von Pseudozellen in kernähnliche Bildungen; eine Annahme, welche dadurch noch besonders nahe gelegt war, dass in diesem Stadium der Entwicklung ein Theil der Pseudozellen zu schwinden beginnt. Fand eine Umwandlung statt, so mussten sich auch Uebergangsformen auffinden lassen. Die jüngern Zustände der Kerne müssten einen doppelten Contour und Ueberreste des Zapfens zeigen. Da dies nun nicht der Fall ist, stammen sie sicher nicht von den Pseudozellen ab. Ebenso wenig dürfen sie mit dem Keimbläschen, dessen Schicksale bis zu seinem frühzeitigen Untergange

wir ja verfolgt haben, in Verbindung gebracht werden, sondern sie entstehen, unabhängig von irgend welchen präexistirenden Formelementen in den Zellen, als innere Ausscheidungen einer eiweissreichen Substanz. Eine solche »freie« Entstehung der Kerne hat nichts Befremdendes, sie ist in neuerer Zeit an thierischen Zellen vielfach beobachtet worden, und für die der Pflanzen hat man diese Bildungsweise der Kerne geradezu zum allgemeinen Gesetz erhoben.

In Vorstehendem habe ich die formelle Umbildung des Eies zum Keim beschrieben, ich werde nun den Vorgang, der diesen Veränderungen zu Grunde liegt, die Kräfte, welche bei der Furchung thätig sind, zu erörtern versuchen.

Von vornherein ist klar, dass, da das Ei eine Zelle ist, der Zerfall desselben in gleichwerthige Theile, die Furchung als eine Zelltheilung aufzufassen ist. Die Theilung besteht in der Aufhebung der Cohäsion an einer oder mehreren Stellen einer Plasmamasse, die zur vollkommenen Scheidung in gleichartige neue Zellen führt. Die Trennung könnte sowol durch Kräfte, die von aussen her auf das Plasma wirken, als auch durch solche, die in ihm selbst thätig sind, veranlasst werden, und beide dieser Möglichkeiten haben in der Wissenschaft ihre Vertretung gefunden. Zur Zeit, als man die Membran für einen integrirenden Bestandtheil der Zelle hielt, wurde die Zelltheilung durch Scheidewandbildung von der Membran aus für die Norm erklärt und seitens der Botaniker der Vorgang in einer grossen Reihe von Fällen detaillirt beschrieben, während die Zoologen allerdings immer genöthigt waren, auf Beobachtungen zu verzichten und ein analoges Verhalten der thierischen Zelle aus theoretischen Gründen zu supponiren. Diese Auffassung, die von vielen Erscheinungen an sich theilenden Pflanzenzellen augenscheinlich gestützt wurde, lag nahe genug, so lange man in dem Plasma nicht mehr als blossen Zellinhalt sah. Mit dem Nachweis membranloser, nur aus einem Plasmaklümpchen bestehender Zellen wurde aber ihre Allgemeingültigkeit bedenklich in Frage gestellt. Man konnte nur zu der Annahme seine Zuflucht nehmen, dass die nackten Zellen aus membranversehenen hervorgingen oder, dass sich während der Theilung in der nackten Zelle eine nachher schwindende Scheidewand bilde; die Beobachtung widerlegte jedoch diese dogmatischen Constructionen und stellte fest, dass der Theilungsprocess ohne jede Betheiligung einer Membran vor sich gehen könne. Damit wurden denn auch Zweifel angeregt, ob wirklich bei den membranversehenen Zellen die Membran das die Theilung Bedingende sei, oder ob nicht auch hier die Theilung vom Plasma ausgeführt werde und die Membranbildung erst nachträglich als etwas Secundäres hinzutrete. Genaue Untersuchungen bestätigten diese Vermuthung so vollständig, dass, wenn auch factisch bei einigen Pflanzenzellen Theilung des Plasmas und Scheidewandbildung räumlich und zeitlich untrennbar erscheinen, der Satz mit der grössten Sicherheit aufgestellt werden konnte, dass die Zelltheilung sich überall durch eigene Thätigkeit des Plasmas unabhängig von der Membran vollzieht.

Max Schultze, dem wir so viel für die wissenschaftliche Auffassung des Zellenlebens zu danken haben, war der erste, der mit Entschiedenheit die Furchung für eine Bewegungserscheinung des Plasmas erklärte. Die Furche soll entstehen durch erst oberflächlich und cir-

cumscript auftretende, allmählich sich verbreitende Contractionen des Dotters[1]. Was SCHULTZE unter Contractionen versteht, hat er leider nicht ausgesprochen, doch geht aus seiner Definition des Wortes Contractilität hervor, dass er alle organischen Bewegungen, welche, von der Elasticität allein nicht abhängend, nur im lebenden Zustande beobachtet werden, mit diesem Namen belegt. Daran wäre nun nichts auszusetzen, wenn nämlich Contraction eine bestimmte Bewegungsform bedeutete und der Nachweis geliefert wäre, dass alle Plasmabewegungen nach diesem einen Modus verlaufen. Keine dieser beiden Bedingungen ist aber erfüllt. Der Sprachgebrauch bedient sich des Wortes Contraction zur Bezeichnung der heterogensten Erscheinungen, nämlich besonders 1. der Volumverringerung in Folge von Flüssigkeitsaustritt oder durch thermische Einflüsse; 2. der Oberflächenverkleinerung bei gleichbleibendem Volum, wie sie beim Uebergang in die Kugelform stattfindet; 3. der Formveränderung eines cylindrischen oder prismatischen Körpers, hervorgerufen durch Verkürzung des Längsdurchmessers mit gleichzeitiger proportionaler Zunahme des Querschnitts. (Muskelbewegung.) Ohne nähere Bezeichnung lässt sich daher bei dem Ausdruck Contraction gar nichts denken, oder doch, nur ganz willkürlich, einer der angeführten Vorgänge. Vor dieser Alternative stehen alle jene Forscher, welche dies Wort ohne Weiteres für jede Plasmabewegung acceptiren, und in der That haben sie beinahe noch die günstigste Wahl getroffen, wenn sie bald mehr, bald weniger klar ausgesprochen Contraction und Muskelbewegung identificiren, eine Auffassung, die auch durch den Umstand begünstigt war, dass man bis vor nicht zu langer Zeit keine andern »lebendigen« Bewegungen als die der Muskeln genauer kannte und daher jedes sich activ bewegende Gebilde für einen Muskel, oder doch wenigstens für »muskulöser Natur« erklärte. Der Nachweis entschieden einzelliger beweglicher Organismen, sowie die folgenreiche Feststellung der wesentlichen Uebereinstimmung des beweglichen Plasmas der Thier- und Pflanzenzelle beweisen aber unwiderleglich, dass die Beweglichkeit keineswegs ausschliessliches Vorrecht des Muskels, sondern eine fundamentale Eigenschaft der organischen Substanz im Allgemeinen ist. Es wäre unsinnig, eine Amoebe oder eine Pflanzenzelle als Muskel zu betrachten, aber die Behauptung, dass alle activen Plasmabewegungen nach Art der Muskelzuckung verlaufen, wird von den Anhängern der Contractilitätstheorie festgehalten. Ihren schärfsten Ausdruck hat diese Meinung durch KÜHNE gefunden[2], und insofern auch den berechtigtesten, als er bei den Myxomyceten nachgewiesen zu haben glaubte, dass die Körnchenströmung in den Stämmen eine passive Bewegung ist, hervorgerufen durch active Contractionen der peripherischen Ausbreitung, und dass diese letzteren das Kriterium der Muskelcontraction, die Verkürzung unter Zunahme des Querschnitts besitzen. KÜHNE bestätigt damit die schon früher von BRÜCKE ausgesprochene Ansicht, dass die Plasmaströmungen ein der Contraction des Blutes in den Gefässen vergleichbares Phänomen seien[3]. Diese Angaben sind jedoch von den Botanikern (HOFMEISTER, NÄGELI, SACHS)

[1] Observationes nonnullae de ovorum ranarum segmentatione quae »Furchungsprocess« dicitur 1863, p. 10.
[2] Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität 1864.
[3] Die Elementarorganismen. Sitzungsber. d. Acad. d. Wiss. zu Wien. Bd. XLIV, p. 381.

so gründlich widerlegt worden, und es ist in der That so leicht, sich an geeigneten Objecten von der Unhaltbarkeit derselben zu überzeugen, dass es mir genügend erscheint, ohne weitere Erörterungen zu constatiren, dass die Muskelcontraction ein von den Bewegungen der Myxomyceten, Amoeben, Pflanzenzellen u. s. w. durchaus verschiedener Vorgang ist.

KÜHNE meint: »Man mag einen Unterschied zwischen geformten contractilen Substanzen und ungeformten festhalten, und dabei zwei grosse Gruppen scheiden, solche, welche nur kleine, einfach lichtbrechende Körnchen enthalten, und solche, die doppelt lichtbrechende Disdiaklasten enthalten, immer wird man anerkennen müssen, dass die eigentliche Grundsubstanz, in welche die kleinen festen Körper eingebettet liegen, in beiden Gruppen einige Eigenschaften besitzt, die wir in der Muskelsubstanz und in den contractilen Theilen aller Thiere und selbst der Pflanzen wiederfinden.« Den letzten Theil dieses Satzes unbedingt zugegeben, scheint es mir doch passender, den wesentlichen Unterschied zwischen geformter und ungeformter »contractiler Substanz« oder zwischen Muskelsubstanz und allem andern Plasma in der Verschiedenheit der Bewegungserscheinungen und nicht in dem Vorhandensein oder Mangel von Disdiaklasten, deren Bedeutung uns vorläufig ganz unbekannt ist, zu suchen. Die Uebereinstimmung so vieler chemischer und physiologischer Reactionen beweist, dass wir es überall im Thier- und Pflanzenreich mit einem und demselben lebendigen Stoff, dem Plasma, zu thun haben, dass Nerv und Muskel, Bindegewebskörperchen und Pflanzenzelle, von Hause aus gleichartig, nur Modificationen dieser einen Substanz sind. Von diesem Grundsatz ausgehend stellt sich besonders der Physiologie die Aufgabe, das Specifische einer jeden dieser Modificationen, das, wodurch sie sich von allen übrigen unterscheidet, zu untersuchen und festzustellen. Diese Frage kann für die Muskelsubstanz als gelöst betrachtet werden. Dieselbe ist jedem andern Plasma gegenüber characterisirt durch die Einseitigkeit ihrer Bewegung, welche stets als Verkürzung unter Zunahme des Querschnitts sich darstellt. Während bei einer Amoebe, einem Bindegewebskörperchen u. s. w. jedes Theilchen seiner Masse nach jeder Richtung beweglich ist, findet die Lageveränderung der Molecüle des Muskels immer nur in der einen bestimmten Direction statt, und da wir wissen, dass die allseitige Beweglichkeit eine Eigenschaft des indifferenten Plasmas ist, muss die Muskelsubstanz als eine Modification desselben, in welcher eine eigenthümtiche Anordnung der Molecüle eingetreten ist, die alle Bewegungen bis auf eine ausschliesst, aufgefasst werden.

Noch schlimmer als mit der Contraction steht es mit der Contractilität. MAX SCHULTZE glaubt die Ursache der organischen Bewegungen, wenngleich sie uns ganz dunkel sei, mit einem besondern Namen bezeichnen zu müssen. »Tale nomen est Contractilitatis, quo significamus causam motuum organicorum, qui ex elasticitate sola non dependentes nusquam nisi in statu vitali observantur« [1]. Zuvörderst wäre wol zu fragen, warum gerade die Elasticität ausgeschlossen ist, warum nicht auch die Schwere oder die Wärme? Berechtigt wäre diese Aus-

[1] l. c. p. 9.

schliessung doch nur in dem Fall, dass etwas Bestimmtes über die Betheiligung der Elasticität bei den vitalen Bewegungen bekannt wäre. Welche wichtige Rolle spielt sie denn aber z. B. bei den Plasmaströmungen? Wir wissen, dass so wie jeder andere Körper, auch das Plasma einen gewissen — aber äusserst niedrigen — Grad von Elasticität besitzt, inwiefern oder ob diese die vitalen Bewegungen beeinflusst, ist gänzlich unbekannt.

Während Max Schultze auf der einen Seite Kenntnisse voraussetzt, die nicht vorhanden sind, ignorirt er auf der andern Seite feststehende Thatsachen. Es ist nicht richtig, dass alle Ursachen der vitalen Bewegungen verborgen sind, denn da wir wissen, dass für das Zustandekommen der Muskelzuckung — in den Verhältnissen des unverletzten Körpers wenigstens — die Nervenerregung nothwendige Voraussetzung ist, werden wir diese unzweifelhaft als Ursache, und wenn wir unter Ursache das Moment verstehen, durch dessen Eintritt in die unveränderliche Reihe vorhandener Bedingungen unveränderlich eine bestimmte Wirkung hervorgerufen wird, als einzige Ursache jener Erscheinung betrachten müssen. Die Ursache der organischen Bewegungen nennt Schultze Contractilität, folglich ist die Nerventhätigkeit Contractilität, und da man unter contractilen Substanzen oder contractilen Geweben sich doch nur solche denken kann, die durch den Besitz der Contractilität ausgezeichnet sind, dürften diese Bezeichnungen wol auf den Nerv, nicht aber auf den Muskel Anwendung finden. So sicher sich aus dem Wortlaut von Schultze's Definition die Consequenz ergiebt, dass der Muskel kein contractiles Gewebe ist, eben so sicher ist dies nicht seine Meinung: er versteht nämlich factisch unter Contractilität nicht die Ursache der organischen Bewegungen, sondern das Vermögen — d. h. diejenigen unveränderlichen Bedingungen, durch deren Vorhandensein ein hinzutretendes Moment zur Ursache einer bestimmten Wirkung wird — gewisser lebendiger Theile derartige Bewegungen auszuführen. In diesem Sinne ist die Muskelsubstanz natürlich contractil.

Die Unklarheit und Unbrauchbarkeit der Contractilitätstheorie ist zuerst von Hofmeister erkannt worden [1], dem Nägeli und Schwendener sich angeschlossen haben, indem sie sagen: »Es kann Niemand befriedigen, Lebensäusserungen, wie die in Frage stehenden, unter die Rubrik der Contractilitätserscheinungen gestellt zu sehen, aus dem einfachen Grunde, weil damit eigentlich gar Nichts erklärt ist, zumal der Begriff der Contractilität bis jetzt der Klarheit und Fassbarkeit entbehrt« [2]. In der That ist diese sogenannte Theorie Nichts als die willkürliche Anwendung zweideutiger und leerer Worte auf die verschiedenartigsten Vorgänge und hat dadurch zu einer erschrecklichen Verwirrung geführt, die sich überaus unheilvoll in der jede richtige Einsicht hemmenden Identificirung aller activen Plasmabewegungen mit der Muskelaction äussert. Contraction und Contractilität auf Lebenserscheinungen angewandt sind nur in Bezug auf den Muskel bestimmte Begriffe, indem der erste jene eigenthümliche Molecularbewegung, welche sich in der Verkürzung mit proportionaler Zunahme des Querschnitts aus-

---

[1] Flora 1865.

[2] Das Microscop 1865 u. 68, p. 397.

drückt, der andere das (seinem Wesen nach unbekannte) Vermögen zu dieser Thätigkeit bezeichnet; Plasma, das sich in wesentlich anderer Weise bewegt, gleichfalls contractil zu nennen, ist auf jeden Fall unlogisch. Weil aber die Plasmabewegungen verschiedenartig sind, ist eine allgemeine Bezeichnung, durch welche die Form der Bewegung characterisirt werden soll, überhaupt unmöglich; will man dagegen nur die active Beweglichkeit aller Plasmagebilde, ohne Rücksicht auf die Art der Bewegung, ausdrücken, so wäre es vielleicht am passendsten, das Plasma eine »automatische Substanz« zu nennen — mir scheint, dass durch diesen Namen die augenfälligste Eigenschaft desselben, scheinbar ohne äussere Veranlassung Bewegungen auszuführen, sowie seine Fähigkeit, fortwährend latente Kraft in lebendige Kraft umzusetzen, in ganz prägnanter Weise veranschaulicht würden.

Da weder von SCHULTZE, noch von sonst Jemand Thatsachen vorgebracht sind, die geeignet wären, die Auffassung der Furchung als eines Contractilitätsphänomens (in dem präcisirten Sinne) zu stützen, so dürfte es wol nicht nothwendig sein, den ausführlichen Gegenbeweis anzutreten, zumal die Erscheinung des Faltenkranzes bei der Furchung des Froscheies, auf welche SCHULTZE grosses Gewicht zu legen scheint, nicht für, sondern gegen seine Ansicht spricht. Denn wenn Bewegungen nach Art der Muskelzuckung an der Oberfläche des Eies zur Furchenbildung führten, so müssten sie doch senkrecht zur Furche gerichtet sein, und dem entsprechend könnten die Falten nur parallel und nicht, wie es factisch der Fall ist, im rechten Winkel zur Furche verlaufen. Die schlagendste Widerlegung bieten aber die Formveränderungen des sich furchenden Hydraeies, bei dem in senkrechter Richtung zur Theilungsebene nicht nur keine Verkürzung, sondern im Gegentheil eine beträchtliche Verlängerung stattfindet.

MAX SCHULTZE lässt ausserdem auch den Kern eine eingreifende Rolle bei der Zelltheilung spielen. Ich verweise dagegen auf die zahlreichen Fälle, wo während der Theilung ein Kern gar nicht besteht, und stelle mich in Betreff der andern auf den Standpunkt, den BRÜCKE bezeichnet, wenn er fragt, was man wol darauf antworten wolle, wenn Jemand behauptete, der Kern verhalte sich bei der Theilung ganz passiv?[1] SCHULTZE sagt zwar, »das ungestüm sich theilende« Protoplasma würde »von dem noch ungestümeren Kerne stets von neuem angestachelt«[2]: das ist gewiss sehr kraftvoll dramatisch gedacht, eine Beobachtung dieses leidenschaftlichen Verhältnisses liegt aber wol kaum zu Grunde.

Eine wesentlich verschiedene Theorie der Zelltheilung ist von den Botanikern aufgestellt worden, ich kann jedoch auch diese nicht anerkennen.

SACHS, an dessen Darstellung ich mich besonders gehalten habe, unterscheidet drei Bewegungsformen des Plasmas der Pflanzenzelle: 1. Massenbewegungen, bei denen die Molecüle in unveränderter Lage und Verbindung bleiben, das Ganze aber eine Rotation um eine Drehungsaxe ausführt; 2. Massenbewegungen, die in Translocationen auf gerader oder krummer

[1] Die Elementarorganismen, p. 398.

[2] Ueber Muskelkörperchen und was man eine Zelle zu nennen habe. Reichert's Archiv 1861, p. 32.

Linie bestehen; 3. Bewegung durch moleculare Umlagerung: die Molecüle verändern ihre gegenseitige Lage, eine Formveränderung des Ganzen ist gewöhnlich aber nicht nothwendig[1]. Die Bewegungen der letzten dieser Hauptformen werden in zwei Unterabtheilungen geschieden, je nachdem die moleculare Umlagerung sich auf in der Masse gelegene, einfach oder mehrfach vorhandene, sichtbare oder unsichtbare, organische Centra bezieht[2], oder eine solche Beziehung nicht vorhanden, wenigstens nicht nothwendig ist: jene bewirken die Zelltheilung (und neben manchem anderen auch die freie Zellbildung und die Kernbildung), diese äussern sich als Plasmaströmungen.

Der Vorgang der Zelltheilung wäre demnach folgender: innerhalb der Zellen gelegene »organische Centra« vervielfältigen sich unter Umständen, jedes derselben tritt in Beziehung zu den Plasmamolecülen seiner Umgebung, was zur Anordnung der Molecüle in radialen und tangentialen Richtungen führt, und diese Umlagerung bewirkt an bestimmten Stellen eine Continuitätstrennung, eine Aufhebung des Zusammenhangs der Molecüle.

In Bezug auf die Centra wäre wünschenswerth zu erfahren, was die nähere Bezeichnung »organisch« bedeuten soll. Da Sachs doch unmöglich zugemuthet werden darf, dass er unter einem organischen Centrum den Mittelpunkt eines organischen Körpers versteht, so muss wol ein Kraftcentrum gemeint sein, oder, weil wol keine andere Kraft als die Anziehung in Frage kommen möchte, einfach ein Anziehungsmittelpunkt. Es ist mir befremdlich, dass Sachs diese letztere Bezeichnung consequent vermeidet, um so mehr, als es unverständlich ist, wie ein besonderes »organisches« Centrum in eine dem Anscheine nach physikalische Erklärung aufgenommen werden konnte.

Ueber das sichtbare organische Centrum habe ich erst recht nicht in's Klare kommen können. Am nächsten liegt, an den Kern zu denken, und Sachs befördert diese Vermuthung einigermassen, wenn er sagt: »Die neuen Bildungsmittelpunkte können durch vorangehendes Erscheinen von Kernen angedeutet werden oder nicht«[3], doch andrerseits entscheidet sich Sachs mit Recht sehr bestimmt gegen die active Betheiligung des Kerns bei der Zelltheilung: »Der Mitwirkung des Zellkerns hat man wol eine zu grosse Bedeutung beigelegt, unrichtig ist es gewiss, ihn so zu sagen als Anstifter dieser Vorgänge zu betrachten, an denen er als blosser und unwesentlicher Theil des Protoplasmas doch nur Theilnehmer ist« und »die Lage und Bewegung des Zellkerns während der Theilung der Spirogyren ist nicht geeignet, ihn als Kraftcentrum dieses Vorganges erscheinen zu lassen«[4]: Wenn aber der Kern das sichtbare Centrum nicht ist, so weiss ich in der That nicht, welchem geformten Theil der Pflanzen- oder Thierzelle die Rolle eines solchen zuertheilt werden könnte, und Sachs selbst macht auch nicht die geringste dahin zielende Andeutung. Wir haben uns daher nur an das unsichtbare or-

[1] Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen (Hofmeister's Handb. d. phys. Botan. Bd. IV) 1865, p. 448.
[2] ibid. p. 449. 458.
[3] Lehrbuch der Botanik 1868, p. 11.
[4] Handb. d. Exper.-Phys., p. 459.

ganische Centrum zu halten und zuzusehen, welche Gründe für die Existenz desselben vorliegen.

»Die äussere Gestaltung des Protoplasmas zu einem bestimmt geformten Körper«, sagt SACHS, »kann auf zwei Fälle zurückgeführt werden: entweder streben die einzelnen kleinsten Theilchen desselben sich concentrisch um einen gemeinsamen Mittelpunkt zu gruppiren und Kugelform anzunehmen, oder es findet eine innere Bewegung statt, welche dahin führt, den Protoplasmakörper nach irgend einer Richtung hin zu verlängern, die centripetale Anordnung aufzuheben. Jenes tritt im Allgemeinen bei der Bildung neuer Zellen, dieses bei dem Wachsthum derselben ein«[1]. Hält man dies mit dem vorher Gesagten zusammen, so ist klar, dass SACHS erstens in dem Bestreben des Plasmas, die Kugelform anzunehmen, die Kraft, welche die Zelltheilung bewirkt, erblickt, und zweitens, dass er den Grund der Annahme der Kugelform in der molecularen Umlagerung mit Beziehung auf sichtbare oder unsichtbare organische Centra findet.

Es lässt sich ganz allgemein behaupten, dass alles Plasma, das keine Beweglichkeit zeigt, wenn äussere hindernde Umstände ausgeschlossen sind, immer in Form von Kugeln erscheint; durch alle Einflüsse, die jene eigenartige Beweglichkeit zeitweilig oder dauernd aufheben und nicht sofortige Gerinnung, d. h. Uebergang in den festen Aggregatzustand, veranlassen, wird das Plasma aus jeder beliebigen Form in die der Kugel, oder doch wenigstens eines sphärischen Körpers, übergeführt. Sehr schön lässt sich diese Erscheinung an den Zellen von Fadenalgen studiren, die man der langsamen Einwirkung wasserentziehender Agentien (verdünnte Zucker- oder Kochsalzlösungen, schwacher Alkohol) aussetzt. Der Plasmaschlauch zieht sich zusammen und trennt sich von der Cellulosekapsel, anfänglich nur an einzelnen Stellen, während andere, fester der Membran adhärirend, noch die Verbindung zwischen Plasma und Membran erhalten; diese werden durch den Zug der Hauptmasse zu immer dünneren Fäden ausgezogen, bis sie sich auch ablösen, oder sie zerreissen und bleiben zum Theil als Klümpchen an der Membran haften: so entsteht ein frei in der Kapsel liegender, glatter, sphärischer Körper, dessen Hauptdurchmesser immer der Längsrichtung der Membran entspricht. Ganz analog ist das Verhalten aller pflanzlichen und thierischen in eine Membran eingeschlossenen Zellen, mögen sie einen Saftraum enthalten oder nicht, und es lässt sich durch Vergleichung der verschiedenen Formen leicht constatiren, dass die mehr oder minder beträchtlichen Abweichungen von der Kugelform von der Gestalt der Membran abhängen, indem in langgestreckten das sich abrundende Plasma eine längliche Form beibehält, während es in solchen, die nach allen Richtungen ziemlich gleich entwickelt sind, vollkommen kuglig wird. Das letztere tritt übrigens auch dann ein, wenn der einschliessende Raum im Verhältniss zum zusammengezogenen Plasma sehr gross ist, seine Form wird dadurch gleichgültig. An nackten Zellen lässt sich da, wo sie fest mit einander zu Geweben verbunden sind, der gegenseitigen

[1] Handb. d. Exper.-Phys., p. 40.

Spannung wegen, die Kugelform durch Wasserentziehung nicht herstellen, sobald man sie aber isolirt, gelingt dies sofort, ebenso wie bei ursprünglich freien Zellen, z. B. Amoeben, weissen Blutkörperchen u. s. w.

Wendet man das entgegengesetzte Verfahren an, hebt man die Bewegungen des Plasmas auf, indem dasselbe zu übermässiger Wasseraufnahme veranlasst wird, so findet gleichfalls Kugelbildung statt, und eine entsprechende Formveränderung bewirken mechanische Insulte, starke Temperaturdifferenzen und der electrische Strom. Es ist nicht bewiesen, aber aus manchen Erscheinungen sehr wahrscheinlich, dass diese letzteren Einflüsse nur indirect dadurch, dass auch sie eine Aenderung der Wassercapacität des Plasmas bedingen, dasselbe in die Kugelform überführen, so dass demnach alle Fälle von Kugelbildung auf Wasserarmuth (nicht Wassermangel) oder Wasserreichthum zu reduciren wären. Dem würde dann ein mittlerer Wassergehalt des Plasmas als Zustand der eigenartigen Beweglichkeit entgegen zu stellen sein.

Endlich gehören hierher die Fälle, in welchen das Plasma sich im Laufe seiner Entwicklung, ohne nachweisbare äussere Veranlassung zu Kugeln umformt. Dies findet besonders häufig kurz vor Beginn der Theilung oder bei eben entstandenen jungen Zellen statt. Eine Verdichtung durch Wasserverlust ist hier oft sehr deutlich zu erkennen.

Es kann nun wol keinem Zweifel unterliegen, dass die in Frage stehende Erscheinung lediglich auf die Thätigkeit von Molecularkräften zurückzuführen ist, und aus der Physik sind Verhältnisse bekannt, unter denen ein sich selbst überlassener Körper Kugelform annehmen muss. Die Bedingungen sind 1. dass die Molecüle sich einander in allen Richtungen gleichmässig anziehen, und 2. dass dieselben eine leichte Verschiebbarkeit besitzen. Bei einem derart beschaffenen Körper übt nothwendig seine oberflächliche Schicht einen Druck auf die nach innen gelegenen unter einander im Gleichgewichtszustande befindlichen Theilchen aus, und da dieser Druck an allen Punkten der Oberfläche gleich sein muss, wird sie die Form eines Kugelmantels annehmen, weil nur dann eine vollkommen gleichmässige Spannung möglich ist. Körper von solcher Molecularbeschaffenheit nennt man Flüssigkeiten und bezeichnet die Annahme der Kugelform als Tropfenbildung. Dieser allgemeinen Thatsache gegenüber ist es nicht nur gestattet, sondern geboten, jeden Körper, welcher sich selbst überlassen Kugelform annimmt, wenn nicht ganz bestimmte und entscheidende Gründe dagegen sprechen, als flüssig und den entsprechenden Gestaltungsprocess als Tropfenbildung aufzufassen. So hält man allein wegen der Form der Himmelskörper den früheren flüssigen Zustand derselben für erwiesen. Derselben Beurtheilung müssen auch die betreffenden Formen des Plasmas unterzogen werden, und besonders Hofmeister hat in strictester Weise die Plasmakugeln mit Flüssigkeitstropfen identificirt. So sehr gewiss der Aggregatzustand des freibeweglichen Plasmas von dem einer Flüssigkeit entfernt ist: in dem Augenblick, in dem es sich zu einer Kugel zusammenballt, ist es flüssig. Sachs vertritt freilich eine andere Ansicht, er sagt: »So gross aber auch die Wassermenge und dem entsprechend die Aehnlichkeit mit einer Flüssigkeit sein mag, so ist das Protoplasma doch niemals eine Flüssigkeit, selbst die gewöhnlichen teigigen schleimigen und gallertartigen Zustände

anderer Körper können mit ihm nur ganz oberflächlich verglichen werden«[1]. Nach einem Beweise für diese Behauptung habe ich vergeblich gesucht, es sei denn, dass folgende Bemerkung einen solchen enthalten soll. SACHS beschreibt die Vorgänge bei der Copulation von Spirogyra longata: »Die Verschmelzung macht den Eindruck, als ob zwei Flüssigkeitstropfen sich vereinigten, das Protoplasma ist aber niemals eine Flüssigkeit, und abgesehen von anderen Umständen zeigt eine Thatsache, dass hier ganz besondere Kräfte, die jeder Flüssigkeit fehlen, thätig sind; das schraubenförmige Chlorophyllband nämlich bleibt bei der Contraction jedes der beiden conjugirenden Protoplasmakörper erhalten, nur wird es enger zusammen gezogen; während der Vereinigung nun legen sich die Enden der beiden Chlorophyllbänder so an einander, dass sie jetzt ein Band bilden«[2]. Mir ist dieser Vorgang aus eigener Anschauung nicht bekannt, so viel ist aber klar, dass damit Nichts gegen die flüssige Beschaffenheit der Hauptmasse der conjugirenden Plasmakörper und die Abhängigkeit ihrer ellipsoidischen Form von dieser Beschaffenheit bewiesen ist. Denn aus dem Verhalten der Chlorophyllbänder, welche schon durch die Beibehaltung ihrer eigenthümlichen Form und ihre scharfe Begrenzung zeigen, dass sie nicht flüssig sind, lässt sich auf die Beschaffenheit des übrigen Plasmas nicht schliessen, dieses kann flüssig sein und einen Tropfen bilden, während das eingeschlossene Chlorophyllband Bewegungen ausführt, welche, seinen eigenthümlichen Molecularverhältnissen entsprechend, von denen seiner flüssigen Umgebung durchaus verschieden sind.

Wenn aber richtig ist, dass das Streben nach der Kugelform, wie es beim Plasma vorkommt, in allen Fällen von der Verflüssigung desselben abhängig ist, so hat die SACHS'sche Hypothese einer molecularen Umlagerung mit Beziehung auf ein organisches Centrum offenbar keinen Sinn, denn die Tropfenbildung ist eine Folge der Oberflächenspannung, und in einer Flüssigkeit giebt es gar kein physikalisches Centrum. Ferner zeigen die Plasmakugeln ganz übereinstimmend mit allen andern Flüssigkeitstropfen die nothwendige Verdichtung der Oberfläche (das Flüssigkeitsoberhäutchen) oft in ausserordentlicher Deutlichkeit; nach SACHS' Anschauung ist dies Verhalten aber nicht nur völlig unerklärlich, sondern es enthält einen directen Widerspruch, weil, wenn ein Anziehungscentrum vorhanden wäre, nothwendig die centralen Theile die dichtesten, die an der Peripherie am wenigsten dicht sein müssten. Ist demnach die Annahme eines Centrums für die Entstehung von Plasmakugeln unstatthaft, so lässt sich auch die Zelltheilung nicht als Effect einer molecularen Umlagerung mit Beziehung auf Bildungsmittelpunkte auffassen, zumal die nothwendig vorausgesetzte zeitweilige Vermehrung dieser Centra weder von SACHS irgendwie erklärt ist, noch überhaupt erklärlich erscheint. Welche unwesentliche Bedeutung die Kugelbildung meiner Meinung nach im Verlauf der Zelltheilung hat, werde ich gleich aus einander setzen.

Vorher will ich aber, um mich nicht Missverständnissen auszusetzen, eine Bemerkung

---

[1] Lehrb. d. Botan., p. 39.
[2] ibid. p. 10.

gegen HOFMEISTER einschalten. HOFMEISTER bezeichnet vielfach lebendes Plasma ganz allgemein als flüssig, andrerseits hebt er nachdrücklich hervor, dass die Bewegungserscheinungen desselben einen eigenartigen Bau, »welcher von dem Aggregationszustande breiartiger oder flüssiger unorganischer Körper abweicht«[1] voraussetzten. Es scheint darnach fast, als ob HOFMEISTER organische von unorganischen Flüssigkeiten unterscheide, da aber das einzige Kriterium einer Flüssigkeit darin besteht, dass die leicht verschiebbaren Molecüle sich einander nach allen Richtungen gleichmässig stark anziehen, so ist ein Körper entweder flüssig, oder er ist es nicht, weitere Unterschiede kann es in dieser Beziehung nicht geben, und die aus ihrer molecularen Beschaffenheit folgenden Bewegungen müssen für alle Flüssigkeiten wesentlich dieselben sein. Weiter heisst es: »Im lebenden Plasma wirken zwei verschiedene Vorgänge nach weit aus einander gehenden Richtungen hin: Einestheils das Streben zur Veränderung von Gestalt und Ort, und anderntheils das Streben zur Tropfenbildung, zur Annahme der Kugelform, welches das Protoplasma mit allen flüssigen und halbflüssigen Körpern theilt«[2]. Der erste Vorgang ist von nach verschiedenen Richtungen verschiedener, der zweite von nach allen Richtungen gleichmässiger gegenseitiger Anziehung der kleinsten Theilchen bedingt, also heisst der Satz mit andern Worten: das Plasma ist ein Körper, dessen Molecüle sich ungleichmässig und zugleich gleichmässig anziehen. Mir scheint, dass man überhaupt nicht berechtigt ist, dem Plasma im Allgemeinen einen bestimmten Aggregatzustand zuzuschreiben, was streng genommen auch für fast alle andern Körper gilt. Je nach den Verhältnissen, unter denen es sich befindet, hat das Plasma bald einen ihm ausschliesslich zukommenden Aggregatzustand, welcher wol ebensoweit von dem des Festen, wie von dem des Flüssigen entfernt ist, bald ist es flüssig — für die Erklärung seiner Bewegungserscheinungen ist es aber von wesentlichster Bedeutung, dass diese verschiedenen Zustände nicht allein zeitlich sehr schnell wechseln, sondern, dass auch in derselben Masse verschiedene Stellen, unbeschadet ihres Zusammenhanges, gleichzeitig verschiedene Aggregatzustände anzunehmen vermögen.

HOFMEISTER erklärt die Zelltheilung für identisch mit der Tropfenbildung: Primordialzellen sind Tropfen[3]. Zu ihrer Bildung gehören zwei Bedingungen: erstens eine durch Wasserverlust entstandene bestimmte Dichtigkeit des Plasmas, welche die eigenartige Beweglichkeit desselben aufhebt, und zweitens ein für jeden generellen Fall bestimmtes, nur innerhalb enger Grenzen schwankendes Volumen. »Wird dies Maass überschritten, so tritt Zerklüftung, Tropfenbildung, Theilung des Protoplasmas in mehrere Massen ein«[4].

Es ist ersichtlich, dass hiermit keine Erklärung der Zelltheilung gegeben ist, denn die Erklärung dieses mechanischen Vorganges verlangt neben dem Nachweis oder der hypothetischen Annahme bestimmt thätiger Kräfte die Feststellung des nothwendigen Zusammenhanges

---

[1] Die Lehre von der Pflanzenzelle (Handb. d. phys. Botan., Bd I) 1867, p. 60.
[2] ibid. p. 135.
[3] ibid. p. 143.
[4] l. c. p. 143.

dieser letzteren mit der in Frage stehenden Erscheinung. Ich glaube aber auch die Behauptung vertreten zu können, dass mit den beiden von HOFMEISTER aufgestellten Bedingungen die Zelltheilung sich überhaupt nicht erklären lässt.

Die Tropfenbildung an sich kann, da sie Nichts weiter als der Ausdruck gleichmässiger Cohäsion ist, niemals Grund eines Zerfalls, d. h. der partiellen Aufhebung der Cohäsion sein — ebensowenig wie ein Wassertropfen wird eine überall gleichartige Plasmakugel, man denke sie sich so gross, wie man will, sobald alle äusseren Kräfte ausgeschlossen sind, sich in Stücke theilen können. Findet jedoch eine Wechselwirkung mit andern Körpern statt, oder sind bestimmte Verschiedenheiten in der Masse eines plasmatischen Körpers vorhanden, so wären, wenn man von Verhältnissen absieht, welche beim Plasma realiter niemals vorkommen, zwei Fälle denkbar, in welchen die Theilung auf Tropfenbildung zurückgeführt werden könnte. Der erste wäre der, dass in einer einseitig oder allseitig einem festen Körper adhärirenden, wenigstens partiell verflüssigten Plasmamasse, innerhalb einer oder mehrerer mittlerer Zonen das Adhäsionsvermögen aufhörte, während es in den übrigen bestehen bliebe. Es würde dann eine Ansammlung der Molecüle an den Stellen der Adhäsion stattfinden, was bei bestimmter Mächtigkeit der Masse und bestimmter Ausdehnung der verschiedenartigen Zonen zur vollständigen Trennung in soviel Theile, als Adhäsionsstellen da sind, führen muss. So theilt sich auch eine dünne Wasserschicht, die durch Druck auf einer stellenweise fettigen Holzplatte continuirlich ausgebreitet ist, beim Aufhören des Drucks in einzelne Tropfen, indem die Theilchen von den Orten, an denen keine Adhäsion besteht, fortgezogen werden. Derselbe Vorgang tritt unzweifelhaft auch ein bei dem Zerfall des plasmatischen Wandbelegs langgestreckter Algenzellen, den man durch langsame Einwirkung von Zuckerwasser zur Zusammenziehung bringt, und gerade hier geben sich die Adhäsionsverschiedenheiten eclatant zu erkennen. HOFMEISTER scheint diesen Fall in's Auge gefasst zu haben, er bedient sich desselben aber nur zur Erklärung einer hier nicht weiter zu berücksichtigenden Thatsache [1]. Ob aber irgendwo unter normalen Verhältnissen eine Zelltheilung auf diesem Wege zu Stande kommt, scheint mir bei dem Mangel jeder dahin zu deutenden Beobachtung mehr als zweifelhaft; für die grosse Mehrzahl aller Zellen ist schon durch ihre Form und Umgebung diese Möglichkeit direct ausgeschlossen.

Der zweite Fall besteht darin, dass das tropfenbildende Plasma nicht überall gleichartig ist; sind dann eine oder mehrere Stellen der Oberfläche von geringerer Dichtigkeit als die andern, und findet gleichzeitig eine relativ starke Oberflächenspannung der dichteren Parthien statt, so wird ein Theil der unter dem Druck stehenden innern Masse an den Orten des kleinern Widerstandes nach aussen gedrängt werden, sich hier zu einer Kugel abrunden und schliesslich eine völlige Abtrennung erfahren. Diese Erscheinung finde ich sehr deutlich bei zarten Zellen, die man der Einwirkung einer Chromsäurelösung von äusserst geringer Con-

[1] l. c. p. 145.

centration aussetzt; die Hauptmasse derselben ist in Folge der Wasserentziehung geschrumpft, an einer Stelle sitzt aber ein anfangs sehr weicher und leicht zerfliesslicher, allmählich sich verdichtender Plasmatropfen an. Aehnlich scheinen auch die unter dem ertödtenden Einfluss des Wassers aus einer Plasmamasse austretenden Tropfen zu beurtheilen zu sein, und sich besser so, als durch die Annahme partieller Quellung, zu erklären. Es wäre auch möglich, dass analoge Vorgänge bei jener Art von Zellvermehrung, die man als Sprossung bezeichnet, eine Rolle spielten; nachweisen lässt sich das aber keineswegs, und für alle andern Zellvermehrungen ist eine solche Annahme durchaus unstatthaft.

Welche Vorgänge könnte man sonst noch, um die Zelltheilung durch Tropfenbildung zu erklären, construiren, die nicht den Character der realen Unmöglichkeit an sich trügen?

Hofmeister meint: »Die Vorstellung: das Protoplasma eines im Wachsthum begriffenen Pflanzentheils vermöge nur so lange im Zusammenhange zu bleiben, als seine Masse (die Quantität seiner Materie) ein bestimmtes, für jeden generellen Fall verschiedenes, für gleichartige Entwicklungsvorgänge aber annähernd gleiches Maass nicht überschreitet« [1]. Ich halte diese Vorstellung doch für unerlaubt. Die Masse eines sich selbst überlassenen Körpers ist an sich niemals Grund seines Zerfalls; die Theilung setzt innere Veränderungen voraus, qualitative und nicht quantitative, und wenn auch die Thatsache, an der ich keineswegs zweifele, besteht, dass bei einem gewissen Volum einer Zelle immer Zerfall derselben eintritt, bleibt die wesentliche Frage, von der wir ausgegangen sind, die Mechanik der Theilung, absolut unaufgeklärt.

Ich glaube in Vorstehendem nachgewiesen zu haben, dass das Streben nach der Kugelform oder die Tropfenbildung, d. h. der Zustand des molecularen Gleichgewichts, nicht die Ursache der Zelltheilung sein kann, dass also auch diese Erscheinung, wenn sie vor, während oder nach dem Theilungsact auftritt, in keinem directen causalen Zusammenhange mit demselben steht. Indem ich nun eine Erklärung der Theilung des Hydraeies versuche, werde ich auch auf Fälle verweisen, in denen die Kugelbildung während des ganzen Theilungsactes fehlt.

Die vorher ausführlich beschriebenen Vorgänge während der Furchung des Hydraeies bestehen in allgemeinen Formveränderungen, localer Pseudopodienbildung und der an einer Stelle oberflächlich beginnenden, immer tiefer einschneidenden Continuitätstrennung; die Formveränderung steht in bestimmter Beziehung zu der Continuitätstrennung, indem die letztere immer erst dann beginnt, wenn der auf der Theilungsebene senkrechte Durchmesser eine gewisse Grösse erreicht hat, und diese Beziehung dauert während des ganzen Actes, so dass die Tiefe und peripherische Ausdehnung der Furche im geraden Verhältniss zur Grösse des senkrechten, im umgekehrten zu den beiden andern Durchmessern steht; die neuentstandenen Zellen liegen mit ebenen Flächen aus einander, bis sie vorübergehend Kugelform annehmen oder gleich Veränderungen zeigen, welche die weitere Theilung einleiten. Diese Umstände beweisen,

---

[1] l. c. p. 145.

dass hier die Tropfenbildung keine Rolle spielt; ferner können die Formveränderungen nicht Folge der Theilung sein, da sie schon vor Beginn derselben vorhanden sind.

Was nun die Kräfte anbetrifft, welche diese Umgestaltungen bewirken, so wissen wir, dass die fast frei im Wasser schwebende Plasmamasse Kugelform haben muss, wenn ihre Molecularkräfte sich überall im Gleichgewicht erhalten; der Uebergang in jede andere Form wird daher die Aufhebung des Gleichgewichts der Molecüle voraussetzen. Die Cohäsion des Plasmas ist local verändert, an den einen Stellen ziehen sich die Molecüle stärker an, und zwar in verschiedenen Richtungen verschieden stark, während an den andern die allseitig gleichmässige und schwache Anziehung erhalten bleibt. Diese Cohäsionsdifferenzen werden, ihrer Verbreitung entsprechend, eine allgemeine oder beschränkte Lagenveränderung der Molecüle zu einander herbeiführen, ein Theil derselben wird seinen Ort verlassen und sich an den Punkten und in der Richtung der stärksten Anziehung ansammeln, während ein anderer seinen Ort beibehält oder doch nur sehr wenig ändert. Man wird also ruhende und veränderliche Theile in derselben Plasmamasse unterscheiden. Indem bald ruhende Stellen veränderlich werden, bald veränderliche in Ruhe übergehen, und je nachdem die veränderlichen Stellen einem raschen Wechsel der Anziehungsintensität und -Richtung unterworfen sind oder nicht, finden die verschiedenartigsten Bewegungen der Molecüle statt, und diese werden nicht allein zu bloss inneren Verschiebungen, sondern unter Umständen gleichzeitig auch zu localen oder allgemeinern Veränderungen der Configuration der Oberfläche führen. Nennt man die in Folge von Cohäsionsverschiedenheiten eintretenden fortschreitenden Bewegungen der Molecüle eines plasmatischen Körpers Strömungen, so kann man bei dem Hydraei zwei Formen von Strömungen unterscheiden: erstens die localen und oberflächlichen Pseudopodien, und zweitens Strömungen, welche die Gesammtform des Eies verändern, indem sie dasselbe aus der Kugelform in die eines mehr und mehr gestreckten Ellipsoids überführen.

Bewirken dieselben Kräfte, welche sich in den Strömungen aussprechen, nun auch gleichzeitig die Theilung? Beweisen kann ich das freilich nicht, wenn man aber festhält, dass diese Kräfte durchaus geeignet erscheinen, eine Continuitätstrennung zu veranlassen, und dass zwischen der Formveränderung des Eies und der Furche eine gesetzmässige Relation besteht, so scheint mir die Annahme sehr gerechtfertigt, dass es in der That Cohäsionsdifferenzen sind, die dadurch, dass sie Verschiebungen der Molecüle herbeiführen, an einzelnen Stellen den Zusammenhang des Plasmas aufheben. Man könnte dann die Theilung auch als ein Strömungsphänomen bezeichnen, nach Sachs' Schema als moleculare Umlagerung ohne Beziehung auf ein Centrum.

Die Pseudopodienbildung kann ihrem ganzen Verhalten nach keinen wesentlichen Einfluss auf die Theilung haben, dieser wird daher in der allgemeinen Gestaltveränderung des Eikörpers zu suchen sein, und der Vorgang dürfte in seinen Einzelheiten vielleicht folgendermaassen verlaufen.

Aus unbekannten Gründen treten im Ei Cohäsionsverschiedenheiten in bestimmter An-

ordnung ein; die Hauptmasse desselben und besonders eine mittlere Zone, durch welche später die Theilungsebene verläuft, bleiben zunächst im Ruhezustande, d. h. sie haben eine allseitig gleichmässige schwache Cohäsion, oder sie sind flüssig, dagegen erhalten an der Oberfläche (bei der ersten Theilung in der Umgebung des äussern Pols) zu beiden Seiten der Theilungszone die Molecüle eine stärkere und ungleichmässige Anziehungskraft, welche am stärksten in der Richtung der Tangente wirkt. In Folge dessen streben sie sich einander zu nähern, ihre ursprünglichen Orte zu verlassen und sich an andern anzusammeln. Dies ist nur dadurch möglich, dass Molecüle der ruhenden Theile entweder umgelagert werden oder den Zusammenhang mit ihrer Umgebung verlieren. Ersteres ist der Fall mit den nach unten gelegenen seitlichen Theilen, Molecüle derselben bewegen sich nach jenen Orten, welche von den sich einander nähernden Molecülen der veränderlichen Theile verlassen werden, und indem sie hier eine entsprechende Aenderung ihrer Cohäsionsverhältnisse erfahren, vergrössern sie gleichzeitig die Spannungsdifferenzen und bewirken die allmähliche Umgestaltung der Form; auf die Theilungszone dagegen wirkt die verstärkte Anziehung auf beiden Seiten in entgegengesetzter Richtung, sie wird gedehnt, bis die schwache Cohäsion ihrer Theilchen an irgend einer Stelle überwunden ist, es erfolgt ein Riss und die Plasmamassen weichen aus einander. Nachdem dies an der Oberfläche erfolgt ist, beginnt derselbe Vorgang in der nächst unteren Schicht, und indem nach und nach immer tiefere Lagen ergriffen werden, schreitet die Continuitätstrennung bis zum vollständigen Zerfall des Eies in zwei Zellen fort.

Dass die hier gegebene Erklärung der Zelltheilung allgemeine Geltung hat, lässt sich bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntniss dieser Vorgänge nicht ohne Weiteres behaupten. Ich finde aber eine grosse Reihe von Fällen, z. B. Furchung vieler Eier, Theilung von Moneren, Amoeben und Bindegewebskörperchen (nach Stricker), die sich mit Entschiedenheit derselben Deutung unterwerfen, und andrerseits keinen, der sie unmöglich erscheinen liesse — sobald man berücksichtigt, dass, wenn ich auch allerdings beim Hydraei besonderes Gewicht auf die Gestaltveränderung legen musste, doch vorhandene und wirksame Cohäsionsdifferenzen nicht nothwendig immer mit Gestaltveränderungen verknüpft zu sein brauchen. Gestatteten jedoch, wenn auch nur vereinzelte, Facta meinem Erklärungsprincip die Verallgemeinerung nicht, so würde ich es, selbst für die Fälle, denen es sich mit Leichtigkeit anpasst, fällen lassen, denn ich schliesse mich durchaus der Ansicht Hofmeister's an, dass die in Rede stehenden Protoplasmabewegungen »unter sich so wesentlich gleichartig sind, dass jeder Erklärungsversuch von vorn herein für verfehlt gelten muss, der nicht alle bekannten Fälle begreift.«

Bildung der Keimschalen.

Wir haben gesehen, wie aus der Eizelle durch fortschreitende Zweitheilung ein vielzelliger kugliger Keim entstand, dessen kernhaltige Zellen nach Beendigung der Theilungen eine Differenzirung eingehen, indem eine einfache, die Oberfläche bildende Lage derselben (Taf. III Fig. 1, Fig. 2 *A*) längliche prismatische Formen annimmt, während die innere Hauptmasse aus

dicht gedrängten, nirgends einen Zwischenraum lassenden polyedrischen Zellen (Taf. III Fig. 2*B*) zusammengesetzt ist. Die Oberfläche ist glatt und das ganze Gebilde erscheint hell und glänzend. Nach einigen Stunden bemerkt man schon mit blossem Auge eine Veränderung; der Keim ist dunkel und matt geworden. Das Microscop giebt die Erklärung dieser Erscheinung. Die Oberfläche ist nicht mehr glatt, sondern hat ein körniges Aussehen, die Enden der Zellen bilden zusammen nicht mehr eine ununterbrochene Fläche, sondern jede derselben grenzt sich von ihrer Umgebung deutlich ab, indem sie sich kuppenförmig erhebt. Soviel sieht man am unverletzten lebenden Keim. Hat man denselben durch Chromsäure gehärtet und durchschnitten oder mit Essigsäure macerirt, so dass die einzelnen Zellen sich isoliren lassen, so ergiebt sich, dass nicht nur die Form, sondern auch die Beschaffenheit des Plasmas, sowie die Anordnung der festen Einschlüsse der prismatischen Zellen verändert ist. Bisher waren die Eiweisskörnchen, Chlorophyllkörner und Pseudozellen unregelmässig im Plasma jeder Keimzelle eingebettet, sowohl an der Oberfläche, wie im Innern drängten sich diese Gebilde zusammen und machten die Hauptmasse der Zelle aus, jetzt ist die Anzahl dieser Elemente in den Zellen der äussern Lage augenscheinlich verringert und der Rest, hauptsächlich aus einigen, theils noch wohlerhaltenen, theils mehr oder weniger zerfallenen, unregelmässig gestalteten Pseudozellen bestehend, hat sich auf das der Oberfläche abgewandte Ende der Zelle zurückgezogen (Taf. III Fig. 3). Diese Umwandlung erfolgt ganz allmählich, anfänglich ist an der freien Fläche der Zelle nur ein von Einschlüssen freier, schmaler Saum bemerklich, der aber immer breiter in die Tiefe greift und bald über die Mitte des Zellkörpers hinaus sich erstreckt. Das Plasma dieses Theils ist klar und hat nur ein ganz leicht granulirtes, von unmessbar kleinen Körnchen herrührendes Aussehen, sein Lichtbrechungsvermögen ist stärker geworden, es erscheint glasartig glänzend, und zugleich hat sich sein Absorptionsvermögen für Farbstoffe geändert. Behandelt man eine solche Zelle mit Anilinlösung, so zeigt sich, dass die helle äussere Schicht sich schwächer färbt. Dies ist an denjenigen, welche in ihren centralen Enden noch viel Pseudozellen enthalten, nicht sehr deutlich, weil die Wandungen der letzteren den Farbstoff sehr energisch imbibiren und dann feinere Farbenunterschiede des umgebenden Plasmas verdecken, aber es finden sich in jedem Keim einzelne prismatische Zellen, welche, von Hause aus weniger Pseudozellen besitzend, dieselben auf dieser Stufe der Entwicklung schon völlig verbraucht haben: diese erscheinen gegen ihr centrales Ende hin dunkler, die Anilin- oder Karminfärbung ist hier am intensivsten und nimmt sehr deutlich, aber in ganz allmählichem Uebergange, gegen das freie Ende zu ab.

Der Kern, welcher unmittelbar unter der freien Fläche der prismatischen Zelle entstand, verbleibt daselbst, auch noch wenn die Pseudozellen und Chlorophyllkörnern sich gegen das innere Ende hin zurückgezogen haben. Seine Substanz, in der das stark lichtbrechende punktförmige Kernkörperchen sich erhalten hat oder schon geschwunden ist, nimmt die optische Beschaffenheit des umgebenden Plasmas an, seine Existenz ist nur dadurch erkennbar, dass er sich mit einer differenten Membran umgeben hat, welche sich scharf, sowohl gegen seine

eigene Substanz, als auch gegen das Zellplasma abgrenzt, so doch der optische Effect eines mitten in gleichartiger Masse gelegenen kreisrunden oder ovalen Ringes entsteht. Diese Membran wird nach und nach körnig, gebrochen und verkleinert ihren Umfang (Taf. III Fig. 3), bis sie endlich ganz schwindet und eine Vermischung der Kernsubstanz mit der Zellmasse eintritt.

Alle Zellen des Keims waren bisher hüllenlose nackte Plasmakörper; nachdem die eben beschriebenen Veränderungen an den prismatischen Zellen eingetreten sind, bemerkt man plötzlich an dem freien Ende derselben einen scharfen doppelten Contour, der gleichmässig über die ganze Fläche hinzieht, wie ein schmaler niedriger Keil zwischen die Zellgrenzen eindringt und ununterbrochen auf die Fläche der nächsten Zelle übergeht (Taf. III Fig. 5). Durch Maceration mit Essigsäure oder sehr verdünnter Chromsäure gelingt es denn auch leicht, eine zusammenhängende Haut von dem Plasma abzuheben. Die Zellen der äussern Schicht haben an ihrer freien Fläche eine differente Membran gebildet, welche niedrige leistenartige Fortsätze zwischen die Berührungsflächen der an einander gedrängten Zellen hineinschickt; letztere stellen also sehr unvollständige, nur auf die äussern Enden beschränkte Scheidewände dar. Dass der übrige Theil der Zellkörper durchaus einer solchen Umhüllung entbehrt, lässt sich mit völliger Sicherheit sowohl an den Zellen selbst, als auch an der isolirten Membran demonstriren. Diese erscheint als ein wasserhelles Häutchen von fast unmessbarer Dicke, das durch äusserst zarte gerade Linien in polyedrische Felder getheilt ist. Es ist leicht ersichtlich, dass diese Zeichnung von den senkrecht auf der Fläche der Membran stehenden Leisten herrührt, dass also die polyedrischen Felder genau die Flächen der betreffenden Zellen wiedergeben. Das Häutchen verhält sich gegen chemische Agentien sehr indifferent, und seiner Resistenz gegen Säuren und Alkalien nach scheint es aus einer hornigen oder chitinösen Masse zu bestehen.

Auf die Abscheidung der ersten Membran folgt bald die Bildung einer zweiten, unter ihr gelegenen, dann die einer dritten (Taf. III Fig. 6 *as*) u. s. w., so dass am Schluss des Vorgangs der Keim anstatt von einer Lage nackter prismatischer Zellen von einer 0,04—0,5 mm dicken, sehr harten Chitinschale umgeben ist. Die Structur derselben entspricht ihrer Entstehung. Von der Fläche gesehen, erscheint sie aus fünf- oder sechseckigen ziemlich gleich grossen und feinpunktirten Feldern zusammengesetzt (Taf. III Fig. 8). Auf dem Durchschnitt (Taf. III Fig. 7 *as*) sieht man, dass die Oberfläche nicht glatt, sondern mehr oder weniger uneben ist; die Schale wird von radial verlaufenden derben, etwas körnigen Linien, welche die ganze Dicke durchsetzen, in einzelne Felder zerlegt; zwischen je zweien dieser Linien verlaufen rechtwinklig zu ihnen, nicht immer gerade, sondern hin und wieder leicht wellig gebogene, bedeutend zartere Striche in gleichen Abständen von einander; und endlich erkennt man zwischen den letztern ein System senkrecht gerichteter überaus feiner Strichelchen. Die Combination der Flächenansicht mit dem Durchschnittsbilde ergiebt ohne Weiteres den Bau der Schale: sie ist zusammengesetzt aus einer Menge fünf- oder sechseckiger prismatischer Säulen, von welchen jede aus 6—15 auf einander geschichteten dünnen Plättchen besteht. Wie die innerhalb jeder Säule wahrnehmbare feine Streifung zu deuten ist, wurde mir nicht ganz klar,

es wäre möglich, dass radiäre Canälchen die einzelnen Lamellen durchziehen (dass sie nur durch je ein Plättchen und nicht continuirlich durch die ganze Dicke der Schale verlaufen, glaube ich deutlich wahrgenommen zu haben), und dass die Punktirung der Oberfläche den Mündungen derselben entspräche.

Nachdem die äussere Schale auf die beschriebene Weise entstanden ist, bildet sich zwischen ihr und dem Keim, diesem dicht anliegend, eine zweite Hülle. Dies ist ein structurloses durchsichtiges und sehr elastisches Häutchen von ca. 0,008 ^{mm} Dicke (Taf. III Fig. 7, Fig. 11 *is*). Ueber die Art der Entstehung dieser Membran habe ich nichts feststellen können, es scheint mir bei der Homogenität und dem völligen Mangel einer Zusammensetzung aus gesonderten Elementen am wahrscheinlichsten, dass sie durch Erhärtung einer Flüssigkeit zu Stande kommt, welche von dem Keim zwischen seiner Oberfläche und der innern Wand der äussern Schale ausgeschieden wird.

Die hier gegebene Bildungsgeschichte der Schalen des Keims von Hydra viridis weicht sehr ab von dem, was bisher über diesen Vorgang bekannt war. v. Siebold ist der Erste, der ziemlich ausführliche dahin bezügliche Angaben gemacht hat, diese sind jedoch weder klar, noch lassen sie sich mit dem von mir Gefundenen in Einklang bringen. Nach ihm wird das Ei, welches durch Auseinanderweichen der Cutis nach aussen getreten ist, von einer »sehr zarten Spinnwebehaut« umhüllt, die von dem napfförmigen Organ ausgeht. Bevor sich ein solches Ei von seinem Mutterboden trennt, nimmt die Hülle, welche den Dotter zunächst umgiebt, eine derbere Beschaffenheit an und wird zugleich von einer gallertigen Masse überzogen, dann wachsen bei H. vulgaris aus ihr rund herum stumpfe Fortsätze hervor, welche sich verlängern, an ihrer Spitze ein- oder mehrmal spalten und so eine zackige Form bekommen. Die zarte Spinnwebehaut berstet zuletzt, das Ei fällt ab und heftet sich, indem der Gallertüberzug schwindet, irgendwo fest. Aehnlich verhalten sich die Eier vom H. viridis, nur bilden sich hier ganz kurze, sehr dichtstehende Fortsätze auf der Dotterhülle aus [1].

Diese Darstellung wurde von Ecker für H. viridis bestritten. Ecker erkannte, dass das Ei nackt, ohne besondere Dotterhaut und ohne das Siebold'sche Spinnwebehäutchen heraustritt. Die sich später bildende Schale ist in polygonale, in der Mitte etwas erhabene Felder getheilt, welche jedoch nicht einer Zusammensetzung aus Zellen entsprecheu sollen. Von der Entwicklung der Schale sagt Ecker, dass sie zuerst als eine structurlose Haut, »in welcher die Grenzen der künftigen Felder nur durch Streifen von Körnchen bezeichnet waren« [2], auftritt. Die Abbildungen, welche er von der ausgebildeten Schale des Keims von H. viridis giebt, sind nicht ganz naturgetreu, denn sie besteht nicht aus regelmässigen erhabenen Feldern, sondern nur einzelne derselben ragen vor, während andere eine imprimirte Oberfläche haben.

Max Schultze giebt an, die Keimschalen von H. viridis und vulgaris enthielten kohlen-

---

[1] Lehrbuch der vergl. Anatomie d. wirbellosen Thiere, 1848, p. 51.

[2] Entw. d. grün. Armpolypen, p. 14.

sauren Kalk [1]. Ich muss dies entschieden in Abrede stellen, da es mir nie gelang, aus der vorher von anhaftenden Sand- und Schlammtheilchen sorgfältig gereinigten Schale Kohlensäureblasen zu entwickeln.

Nachdem ich die Schalenbildung von Hydra viridis untersucht hatte, musste es von besonderm Interesse sein, den entsprechenden Vorgang bei den beiden Varietäten von H. vulgaris kennen zu lernen, da sich die fertigen Schalen der beiden Arten sehr auffällig von einander unterscheiden. Die Keimschale von H. aurantiaca ist eine im Vergleich zu der von H. viridis dünne Chitinkapsel, welche mit einer Menge ziemlich langer Stacheln ringsum besetzt ist. Einige dieser Stacheln sind in eine feine Spitze ausgezogen, das Ende der meisten ist aber einfach oder doppelt gespalten und läuft in 2—4 hakenförmige Zacken aus. Es ist mir gelungen, die Entstehung dieser eigenthümlichen Formen, wie ich glaube, vollständig zu verfolgen.

Die ersten Vorgänge in den prismatischen Zellen der äussern Lage des Keims von H. aurantiaca sind genau dieselben, wie die vorher geschilderten: die Zellen trennen sich oberflächlich von einander, ihre Einschlüsse ziehen sich auf das centrale Ende zurück, und die äussere den Kern umgebende Plasmaschicht ist modificirt in Bezug auf die Lichtbrechung und die Farbstoffimbibition (Taf. III Fig. 3). Dann tritt aber eine Veränderung ein, welche bei der Schalenbildung der H. viridis ganz fehlt. Dicht unter der freien Oberfläche der Zellen entsteht ein (zuweilen auch zwei) mit Flüssigkeit erfüllter Raum von linsenförmiger Gestalt; seine äussere Wand besteht aus einem äusserst zarten Häutchen, das von der Substanz der Zelle abgehoben ist und dieser wie ein starkes gewölbtes Uhrgläschen aufsitzt, sein Boden wird von einer flachen Impression des Zellkörpers gebildet. Die dunkle Keimkugel ist überall mit hellen Buckeln besetzt (Taf. III Fig. 9) und erinnert lebhaft an die Bilder, welche man so häufig künstlich durch die Einwirkung verdünnter Säuren erzeugt. Die einzelnen Räume sind in Bezug auf ihre Grösse sehr ungleich, die in ihnen enthaltene Flüssigkeit ist wasserklar ohne irgend welche Beimischung von Körnchen, die abgehobene Decke geht mit ihrem Umfange ohne jede innere Abgrenzung in die solide Zellmasse über, deren feinkörnige Beschaffenheit auch noch deutlich an dem dünnen Häutchen erkennbar ist. Indem die Flüssigkeitsausscheidung fortdauert, wölbt sich die Decke der Vacuole mehr vor, einzelne platzen und ihr Inhalt entleert sich nach aussen. Zu gleicher Zeit werden an vielen Stellen die sich berührenden Seitenwände, besonders die kleinern Räume, durchbrochen und ihr Inhalt fliesst zusammen. So entstehen grössere Räume, die über zwei oder mehr Zellen hinwegziehen. Weiterhin wird nicht mehr die Decke ausgedehnt, sondern es erfolgt eine immer tiefer greifende Excavation des den Boden bildenden Plasmas, welches, zur Seite gedrängt, mehr oder weniger dicke Scheidewände zwischen den Vacuolen herstellt (Taf. III Fig. 4). Diese Scheidewände zeigen auf dem Durchschnitt eine biconcave Form, in der Mitte sind sie verdünnt, nach innen ver-

[1] Beobacht. d. Samenthierchen u. s. w.

breitern sie sich in den formell noch unverändert erhaltenen Theil der Zelle, aussen gehen sie nach allen Seiten in die Decken der anstossenden Vacuolen über. Darauf wird dies Ende der Scheidewände besonders stark gedehnt und spaltet sich in Folge dessen in zwei oder mehr Lamellen, die sich bogenförmig in die Deckblättchen der Vacuolen fortsetzen. Die letztern verlieren ihre Wölbung und verschmelzen alle zusammen zu einem sehr dünnen, scheinbar ganz homogenen Häutchen, zugleich werden die plasmatischen Scheidewände unvollständig, indem sich die verschiedenen Zellen angehörigen Theile von einander lösen und aus der Form von Platten in die von Säulen übergehen; die bisher einzeln abgeschlossenen Vacuolen vereinigen sich dadurch zu einem zusammenhängenden labyrinthischen Raum. Die Schale besteht also nun aus zwei concentrischen kugligen Lamellen, von denen die innere, dem Keim dicht anliegende und verhältnissmässig dicke auf ihrer Aussenfläche eine Menge von Fortsätzen trägt, die wie Strebepfeiler eines Gewölbes den Raum bis zu dem zarten äussern Schalenhäutchen durchziehen und sich in derselben mit gespaltenen bogenförmigen Enden ausbreiten, der freie Zwischenraum zwischen beiden Lamellen ist von Flüssigkeit erfüllt (Taf. III Fig. 10*b*). Indessen betheiligen sich nicht alle Zellen der äussern Schicht gleichmässig in der angegebenen Weise an der Bildung der Schale, sondern bei vielen erreicht die Vacuole keine grössere Ausdehnung und der Zellkörper schickt keine Fortsätze aus.

Abgesehen von der Vacuolenbildung und den durch sie bedingten eigenthümlichen Gestaltungen stimmen die Veränderungen der Zellen der oberflächlichen Schicht durchaus mit den vorher für H. viridis beschriebenen überein. Das Zurückweichen der festen Einschlüsse nach dem centralen Ende und der allmähliche Zerfall derselben dauert während der Stachelbildung fort, ebenso wie das auf der Oberfläche beginnende Hellwerden des Plasmas; in den Fortsätzen finden sich niemals Pseudozellen oder grössere Eiweisskörnchen, wol aber zuweilen der degenerirende Zellkern. Die Ablagerung von Chitinsubstanz erfolgt, indem zuerst die äussere Lamelle in ein durchsichtiges, homogenes, sprödes Häutchen sich verwandelt, dann nachdem die definitive Form der Schale aus der weichen Plasmamasse modellirt ist, gleichzeitig auf der ganzen Oberfläche. Es differenzirt sich hier sowohl an den Fortsätzen als auch an den flächenhaft ausgebreiteten Zelltheilen eine dünne Membran, die bald eine bedeutende Consistenz erhält. Diese Schicht lässt sich leicht auf grössere Strecken im Zusammenhange von dem drunterliegenden noch weichen Plasma abheben und giebt auch dann noch die Architektonik der Schale vollkommen wieder; von den Fortsätzen, wo das Plasma in der Chitinscheide wie der Finger im Handschuh steckt, wird natürlich die Ausfüllung der umgebogenen Spitzen bei der Manipulation mit abgerissen. Später bildet sich unter der ersten eine zweite Membran u. s. w. je nach der Mächtigkeit des betreffenden Theils. So verwandelt sich die ganze äussere Zelllage des Keims in ein hartes, starres Gebilde, das durchweg aus gleichdicken Lamellen zusammengesetzt ist. Da die Richtung dieser Lamellen, wie gesagt, genau der Configuration der Oberfläche entspricht, so haben die Theile eines und desselben Systems eine sehr verschiedene Lage zu einander und liegen nicht, wie bei H. viridis, in der Kugelfläche.

Die Grenzen der Zellen sind, bevor die Membranbildung begonnen hat, sehr leicht durch die bekannten Mittel deutlich zu machen, leider wird dabei gewöhnlich die zarte Aussenwand der Vacuolen, die zu schwach ist, um den geringsten endosmotischen Strom zu vertragen, zerstört. Wenn der Erhärtungsprocess weiter vorgeschritten ist, gelingt dagegen die Isolirung einzelner Zellen nur sehr unvollkommen, weil die Membranen ausserordentlich fest mit einander verbunden sind; bei der fertigen Schale tritt wieder die Zusammensetzung aus umgewandelten Zellen mit derselben Schärfe wie bei H. viridis hervor.

Die aus den verschmolzenen Decken der Vacuolen gebildete äussere Lamelle der Schale ist von nur kurzem Bestande; beim Abfallen des Keims oder auch schon früher zerbricht das äusserst zarte Gebilde; die bisher in den Hohlräumen der Schale befindliche Flüssigkeit fliesst aus und die Stacheln ragen frei nach aussen vor. Es erscheint mir wahrscheinlich, dass Siebold durch dies Häutchen, das auf dem optischen Durchschnitt fast wie einfacher Contour sich darstellt, zu der Annahme veranlasst worden ist, der Keim werde anfänglich von einer später schwindenden Gallerthülle umgeben.

Die innere Keimschale entsteht nach vollendeter Ausbildung der äussern und gleicht durchaus der von H. viridis.

Ich habe die Entstehung der äussern Keimschale so ausführlich beschrieben, weil sie mir von Interesse für die Auffassung der Cuticular- und Epidermoidalbildungen zu sein scheint. Die Frage, ob eine an der Oberfläche von Zellen entstehende feste Substanz durch directe Umwandlung des Plasmas, oder durch flüssige, nachträglich erstarrende Ausscheidungen gebildet wird, lässt sich mit Recht nur für bestimmte Fälle — namentlich für die, in welchen die Matrix aus Zellen, die normal mit einer differenten Membran bekleidet sind, besteht — aufstellen, für andere verliert sie sich sehr in's Unbestimmte, da Ausscheidung und Umwandlung nur unter besonders günstigen Umständen als streng geschiedene Vorgänge erkennbar sind. Für die äussere Schale des Hydrakeims, deren Form von dem weichen Plasma auf's genauste vorgebildet wird, scheint es mir immerhin zweifellos, dass von der Ausscheidung einer erstarrenden Flüssigkeit nicht die Rede sein kann, sondern, dass hier die schichtenweise fortschreitende Umsetzung des Plasmas in Chitinsubstanz stattfindet. Von grosser Wichtigkeit ist aber die mit der ersteren zum Theil innig zusammenhängende Frage, ob eine totale Umwandlung der Zellen erfolgt, ob sie auch formell in die Bildung des neuen Organs eingehen, oder ob die Bildungszellen erhalten bleiben und nur gewisse Substanzen nach aussen absetzen. Es ist ersichtlich, dass aus der Antwort die morphologische Werthigkeit der fraglichen Bildungen sich ergiebt. So unterscheiden sich Epidermoidalgebilde und Cuticularbildungen, von denen die ersteren stets einem Gewebe, oder doch wenigstens einer bestimmten Zellengeneration, homolog sind, die andern dagegen den Intercellularsubstanzen und ähnlichen Absonderungsproducten, welche ihre Entstehung dem Stoffwechsel bestehender Zellkörper verdanken, gleichgesetzt werden müssen. Ich kann nicht zweifelhaft sein, in welche dieser beiden Kategorieen die äussere Schale des Hydrakeims unterzubringen ist: sie entsteht durch totale Umwandlung der ganzen

äussern einschichtigen Zelllage des Keims und jedes der sie zusammensetzenden Elemente ist eine Zelle, die, wenn sie auch in Folge der Umsetzung des Plasmas in Chitinsubstanz jede Vitalität, jeden eigenen physiologischen Werth verloren hat, dennoch ihre morphologische Aequivalenz behält; die Schale ist daher eine epidermoidale Bildung und in Beziehung zum ganzen Keim ein Gewebe desselben. Die Berechtigung dieser Behauptung geht wol schon aus der gegebenen Beschreibung des Bildungsprocesses hervor, in Rücksicht auf die ausserordentliche Wichtigkeit dieses Verhältnisses für die Auffassung des ganzen Organismus der Hydra will ich aber noch dem einzigen Einwande, den man machen könnte, mit, wie ich glaube, entscheidenden Gründen entgegen treten. Die Thatsache nämlich, dass im Verlauf des Umwandlungsvorganges die Begrenzung der einzelnen Zellen undeutlich wird, sowie die beginnende wirkliche Verschmelzung der centralen Zellen des Keims könnte meine Darstellung fraglich machen, weil das directe Verfolgen der Veränderungen aller Zellen bis zur Vollendung der Schale dadurch verhindert wird und die Möglichkeit, dass die Zellen der äussern Lage, wenn sie auch durch Absetzung der Chitinmasse an Volum verlieren, doch erhalten bleiben und bei eintretender Verschmelzung mit in den Keim aufgenommen werden, nicht ausgeschlossen zu sein scheint. Dagegen erwidere ich: 1. Ich habe mehrmals nach schon beendigter Ausbildung der Schale die Zellen des Keims noch gesondert gefunden, dabei aber nie solche getroffen, die als veränderte Zellen der äussern Lage hätten gedeutet werden können, sondern überall lagen die grossen polyedrischen Zellen der Schale dicht an. Es sind zwar nur seltene Fälle, wo man dies sicher constatiren kann, aber sie sprechen jedenfalls sehr zu Gunsten meiner Behauptung; 2. wenn es auch nicht gelang, bei fortgeschrittener Umwandlung die betreffenden Zellen zu isoliren, so erkennt man doch noch häufig an einzelnen Stellen die Zellgrenzen deutlich, und da, wo schon die äussere Lage eine gleichförmige zusammenhängende Plasmaschicht zu bilden scheint, während erst ungefähr die Hälfte der Chitinlamellen abgelagert ist, beweist der Umstand, dass die zweite Hälfte der Schale genau dieselbe Structur besitzt, wie die erste, und zwar eine Structur, die, wie wir gesehen haben, nur durch die Zusammensetzung des Bildungsgewebes aus einzelnen Zellkörpern zu Stande kommen kann — dass die Verschmelzung nur scheinbar ist; 3. es finden sich fast in jedem Keim einzelne Zellen, bei denen der Mangel oder der frühzeitige Schwund der grössern festen Einschlüsse es möglich macht zu erkennen, dass die erwähnten vorbereitenden Veränderungen nicht bloss einen Theil, sondern die Totalität ihres Plasmas ergreifen, woraus denn sehr wahrscheinlich wird, dass die nachfolgenden Processe auch die ganze Zelle in Anspruch nehmen; 4. die Grösse der die Schale von H. viridis zusammensetzenden Prismen entspricht genau der Grösse der Zellen der äussern Lage des Keims; da man sich nun zu Beginn des Processes davon überzeugen kann, dass mit der Zunahme der Chitinschicht eine proportionale Abnahme des Plasmas der Zelle verbunden ist und, wie gesagt, die Form der Bildung von Anfang bis zu Ende dieselbe bleibt, so kann kaum ein Zweifel dagegen erhoben werden, dass die prismatischen Zellen der äussern Schicht sich in toto in die Elemente der Schale umwandeln.

Hiermit scheint mir festgestellt, dass die erste Differenzirung des Keims von Hydra in der Bildung eines peripherischen einschichtigen Blattes besteht, welches, indem seine Zellen absterben und ihr Plasma sich in Chitin umsetzt, zu einer festen Schale wird, die den übrigen Theil des Keims — aus dem allein das junge Thier sich herausbildet — während der langen Zeit der Entwicklung vor Zerstörung schützt. Das erste Organ, das aus dem Hydrakeim hervorgeht, ist ein provisorisches, embryonales, das an dem Aufbau des definitiven Körpers nicht den geringsten Antheil nimmt und beim Ausschlüpfen einfach abgeworfen wird. Ich werde dies Verhältniss im Zusammenhang mit den andern Entwicklungsvorgängen noch einmal zu berücksichtigen Gelegenheit nehmen.

Embryonale Entwicklung.

Sobald die Schale fertig ist, löst sich die Verbindung des Keims mit dem mütterlichen Körper, der Keim fällt ab und sinkt zu Boden.

Es ist nicht richtig, dass, wie mehrfach angegeben wird, nach der Ablösung des Keims regelmässig der Tod des Mutterthiers erfolgt; wenn die Existenzbedingungen im Aquarium überhaupt günstig waren, habe ich nicht einmal eine grössere Mortalität unter den Thieren, welche das Fortpflanzungsgeschäft absolvirt hatten, bemerkt, und ich glaube sogar, dass dieselben Individuen im nächsten Jahr wiederum geschlechtsreif werden können.

Der Eiträger bleibt noch längere Zeit nach dem Abfallen erhalten, erst nach und nach degenerirt er und verwandelt sich in eine schwielenartige Verdickung im Ectoderm, auch diese schwindet, und das Ectoderm bekommt wieder sein normales Aussehen.

Die Periode der embryonalen Entwicklung nimmt bei weitem mehr Zeit in Anspruch, als die bisher beschriebenen Vorgänge. Während der ganze Process, vom ersten Erscheinen des Eies bis zur Ausbildung der Keimschalen, meist schon am vierten Tage abgelaufen ist, vergehen von da ab bis zum Auskriechen des jungen Thiers mindestens vier, gewöhnlich aber sechs bis acht Wochen. Schon dieser Umstand macht die Untersuchung unbequem; in hohem Grade erschwert wird sie aber durch die Undurchsichtigkeit der äussern Schale und durch den Mangel jedes äussern Zeichens, welches den Stand der Entwicklung markirte. Die einzige anwendbare Untersuchungsmethode ist die Härtung des Keims und die Anfertigung von Schnitten. Als Erhärtungsmittel benutzte ich Chromsäurelösungen von 0,05 — 0,025 %, in welchen der Keim 2—3 Tage verbleiben muss. Alhohol — auch absoluter — ist, namentlich für die Stadien, in welchen die Leibeshöhle schon angelegt ist, ganz unbrauchbar, weil er starke Schrumpfung und das Zusammenfallen der Keimblase hervorruft. Das einfache Halbiren des mit Chromsäure behandelten Keims ist leicht und genügt auch so ziemlich für das Erkennen der wesentlichen Veränderungen, successive dünne Schnitte abzutragen, hat seine Schwierigkeit und verlangt das Einbetten des Objects in eine gut schneidbare plastische Masse. Die Schale des Keims von H. viridis hat häufig ein Merkmal, nach welchem die Richtung des Schnitts sich beurtheilen lässt; an der Stelle nämlich, wo der Keim mit dem Eiträger in Be-

rührung stand, ist die Schale oft etwas verdickt und abgeplattet, oder in zwei Blätter gespalten, die einen linsenförmigen Hohlraum umgeben.

Ein grosser Theil der Keime stirbt während der embryonalen Entwicklung ab. Offenbar wird schon das nackte Ei durch das Eindringen von Pilzsporen inficirt; indem diese nun innerhalb der Schale keimen, zersetzen und verzehren sie das Plasma, und an die Stelle des Keims tritt ein verschlungenes knäulförmiges Myeil, dessen Fäden zuletzt sogar die harte Schale durchbohren und so wieder nach aussen gelangen. Diese tödtliche Erkrankung, welche in manchen Gewässern fast die ganze Brut zerstört, mag der Grund sein, warum so viele Beobachter vergeblich auf das Ausschlüpfen der jungen Hydren gewartet haben. Von 1500 Keimen, die ich gesammelt hatte, sind ungefähr 1100 vor Beendigung der Entwicklung auf diese Weise zu Grunde gegangen.

Die unerwartete Veränderung, welche sich nach vollendeter Ausbildung der Schalen in der Structur des Keims vollzieht, habe ich oben schon berührt: es ist die Verschmelzung sämmtlicher Keimzellen zu einem zusammenhängenden Plasmodium. Die vorher auf Durchschnitten vollkommen scharfen Zellgrenzen werden zunächst undeutlich und verwaschen, und endlich hören sie ganz auf, erkennbar zu sein, die Zellkerne verschwinden, und der Keim ist wieder dem ungefurchten Ei ähnlich, eine einzige grosse Plasmamasse, welche dicht mit Pseudozellen, Chlorophyllkörnern und Eiweisskörnchen angefüllt ist. Natürlich heisst dies nichts anderes, als dass es mir nicht gelungen ist, am lebenden Keim oder mit Zuhülfenahme aller bekannten Mittel, von denen ich keins unversucht gelassen habe — auch nicht das Erhitzen in Wasser, womit LIEBERKÜHN neuerdings im Stande war, das ausserordentlich fest zusammenhängende Ectoderm der Spongillen in einzelne Zellen aufzulösen — in diesem Entwicklungszustande auch nur die Spur eines zelligen Baues nachzuweisen. Ich gebe zu, dass man dies Zusammenfliessen der Keimzellen zu einer formlosen Masse — nach unsern heutigen Anschauungen ein enormer histiologischer Rückschritt — für ein durchaus unverständliches, ja paradoxes Phänomen der Entwicklung erklären kann, und sehe voraus, dass man dem Befunde jede Beweiskraft absprechen wird, sich berufend auf die Unvollkommenheit unserer optischen und sonstigen technischen Untersuchungsmittel, vielleicht auch auf die Ungeschicktheit des Beobachters. Ich für meine Person halte es indessen nicht für berechtigt, in einer Wissenschaft, welche, wie die Entwicklungsgeschichte, der principiellen Durcharbeitung so sehr entbehrt, zu Gunsten der Theorie, die Realität oder Beweiskraft einer unabweisbaren Beobachtung ohne Weiteres zu bestreiten. Ausserdem wissen wir das ja sicher, dass ein wirkliches Verschmelzen ursprünglich getrennter Zellen zu einem einheitlichen Körper, welcher dann wiederum simultan in eine Menge von Zellen zerfällt, vorkommen kann: die Strömungen in den Plasmodien der Myxomyceten bekunden unwiderleglich, dass die Zellen, aus denen dieselben hervorgegangen sind, ihre individuelle Abgrenzung absolut verloren haben. Man erinnere sich auch einiger Beobachtungen aus der Entwicklungsgeschichte der höheren Thiere, die in neuerer Zeit etwas allzu sehr bei Seite geschoben sind. Ich meine die Angaben BISCHOFF's in Bezug

auf die Auflösung der Keimzellen beim Meerschweinchen und beim Reh. Bischoff ist gewiss nicht im Recht, wenn er, seinen eigenen Erfahrungen entgegen, denselben Process in die Entwicklung aller Säugethiere einschalten möchte, aber ebenso unzulässig ist das Verfahren seiner Gegner, welche, ohne sich um den positiven Gegenbeweis zu bemühen, die Sache einfach umdrehen und aus dem Verhalten der Keime einiger anderer Säugethiere die Unmöglichkeit des Zusammenfliessens der Keimzellen beim Meerschweinchen und Reh beweisen wollen. Mit solchen Phrasen, wie »der fragliche Vorgang ist undenkbar, weil dadurch der Furchungsprocess zu einem zwecklosen Luxus herabsänke«, ist Nichts gesagt: wir wissen schliesslich doch gar zu wenig von dem Wesen des Zellenlebens und seinen Bedingungen, um nicht der Gefahr ausgesetzt zu sein, in einem solchen Urtheil auf einige conventionelle Redensarten hin Etwas für undenkbar und für zwecklosen Luxus zu erklären, was in Wirklichkeit vielleicht unumgängliche Nothwendigkeit und weiseste Oekonomie für den entstehenden Thierkörper ist. So wie die Sache liegt, habe ich nach meinen, wie ich glaube, mit genügender Gewissenhaftigkeit ausgeführten Untersuchungen gar keine andere Wahl, als die thatsächliche Verschmelzung der Zellen des Hydrakeims zu behaupten. Dagegen scheint es mir keinem Zweifel unterworfen, dass diese Erscheinung in der Entwicklung anderer Hydroiden, welche sogar meinem Beobachtungsobjecte im System sehr nahe stehen, durchaus fehlt; der Vorgang kann daher auch keine allgemeine Bedeutung für den typischen Gang der Entwicklung haben, sondern wird als eine den Lebensverhältnissen der Species angepasste Eigenthümlichkeit aufzufassen sein. In dieser Hinsicht ist nicht uninteressant zu bemerken, dass sowol bei der Hydra wie beim Reh ein ganz aussergewöhnlich langer Zeitraum latenter oder doch sehr träger Weiterbildung zwischen der Furchung und der Differenzirung der Keimblätter liegt.

In der compacten Masse des Hydrakeims bildet sich nun eine kleine Höhle. Dies ist die Anlage der Leibeshöhle. Sie entsteht immer excentrisch, nahe der Oberfläche, und wie ich, gestützt auf das oben angeführte Merkmal, behaupten möchte, stets an derselben Stelle, nämlich an dem Pol, von welchem die erste Furche des Eies ausging, also dem Anheftungspunkte gerade gegenüber. Ihre Form ist anfänglich die einer flachen biconvexen Linse; mit der fortschreitenden Vergrösserung dringt ihr Umfang aber schneller in die Masse ein, als der centrale Theil, in Folge dessen erhält ihr Grund eine concave Krümmung und auf dem Längsschnitt erscheint sie sichelförmig. Später gleicht sich das wieder aus, die centrale Masse des Keims schwindet mehr und mehr, bis ein grosser, nach allen Dimensionen ziemlich gleichmässig entwickelter Hohlraum entsteht, dessen plasmatische Wand an der Stelle, welche dem Ausgangspunkte der Aushöhlung gegenüber liegt, etwas dicker ist, und so auch, wie ich glaube, bis zum Schluss der Entwicklung verbleibt. Die Innenfläche der auf diese Weise entstandenen Keimblase (Taf. III Fig. 11) ist nicht glatt, sondern zeigt Vorsprünge und Ausbuchtungen. Die Flüssigkeit, welche die Leibeshöhle erfüllt, ist klar und mischt sich beim Ausschneiden augenblicklich mit dem umgebenden Wasser, suspendirte feste Körperchen scheinen nicht vorhanden zu sein. Besonders aus den späteren Stadien seiner Entwicklung ist klar, dass der Hohlraum

nur durch wirkliche Verflüssigung eines grossen Theils der Substanz des Keims entstanden sein kann, denn die Menge des Plasmas und die absolute Zahl der Pseudozellen hat sicherlich beträchtlich abgenommen.

Ich brauche wohl kaum hinzuzufügen, dass eine Furchungshöhle in dem Sinne und von der Bedeutung, wie Kowalewsky sie für Thiere verschiedener Classen beschrieben hat, bei Hydra nicht existirt; die aus der Furchung hervorgegangenen Keimzellen lassen nirgends einen freien Raum zwischen sich und verschmelzen zu einem durchaus soliden Körper. Die definitive Leibeshöhle der Hydra entsteht, wie wir eben gesehen haben, verhältnissmässig spät durch Auflösung der innern Plasmamasse des Keims.

Die Structur der Keimblase ist in der ganzen Dicke der Wand durchaus gleichmässig; in dem dichten Plasma liegen einzelne Chlorophyllkörner und sehr zahlreiche Pseudozellen eingebettet, die an der glatten Aussenfläche, welche der innern Schale fest angedrückt ist, dicht bis an die Oberfläche tretend, nur von einer unmessbar dünnen Plasmaschicht umsäumt werden, während sie auf der unebenen Innenfläche, sich über das Niveau ihrer Umgebung erhebend, oft bis zur Hälfte ihres Durchmessers in den Flüssigkeitsraum vorspringen — aber auch hier sind sie stets von einer ganz dünnen Lage des Plasmas, welche sich ihrem Contour genau anschmiegt, überzogen.

In diesem Zustande verbleibt die Keimblase mehrere Wochen. Unterdessen verliert die äussere Keimschale, wahrscheinlich durch die allmähliche Einwirkung des Wassers, sehr merklich an Festigkeit. Man überzeugt sich davon beim Zerdrücken des Keims: anfangs leistet die Schale beträchtlichen Widerstand, und wenn sie bricht, entsteht ein Riss mit scharfen Rändern; gegen das Ende der Entwicklung zerbröckelt sie schon unter leisem Druck in mehrere Stücke. Bei dieser Brüchigkeit genügt nun wol schon eine geringe Ausdehnung des Keims, um die Hülle zu sprengen, die Schale fällt in zwei Hälften aus einander, oder es entsteht ein langer weitklaffender Spalt, durch welchen der Keim hervortritt. Er bleibt jedoch noch von der elastischen durchsichtigen innern Schale überzogen und füllt dieselbe vollkommen aus.

An der, nun wieder der unmittelbaren Beobachtung zugänglichen, Keimblase fällt sofort eine Veränderung auf, sie ist nicht mehr wie früher von gleichartigem Gefüge, sondern es lassen sich sehr deutlich zwei Schichten unterscheiden: eine äussere helle, die zunächst noch verhältnissmässig dünn ist, und eine innere, viel dickere, dunkle Schicht. Der Unterschied im Aussehen rührt, wie mir scheint, nur davon her, dass die Pseudozellen sich im ganzen Umfange gleichmässig von der Oberfläche zurückgezogen haben; die Chlorophyllkörner verbleiben aber in der äussern Schicht. Diese einfache Aenderung in der Vertheilung der festen Einschlüsse des Plasmas ist die erste Andeutung der sich entwickelnden definitiven beiden Keimblätter: aus der hellen Schicht geht das Ectoderm hervor, aus der dunklen das Entoderm. Beide Lagen erscheinen auf dem optischen Durchschnitt bestimmt von einander abgegrenzt, es ist indessen völlig unmöglich, sie von einander zu trennen, und ich glaube mich auf's Sicherste überzeugt zu haben, dass sie jetzt noch in continuirlicher Verbindung stehen.

Die Dicke der hellen äussern Schicht nimmt ganz allmählich zu, und sie erreicht so eine bedeutende Mächtigkeit (Taf. III Fig. 12 *ec*). Dabei zieht sie sich etwas von der Hülle zurück und ihre Oberfläche wird durch kleine körnige Erhabenheiten rauh und matt. Dann zerfällt die ganze Schicht in Zellen. Wie dies geschieht, auf welche Weise die continuirliche Plasmalage sich in ein zelliges Blatt umwandelt, darüber habe ich keine Aufklärung gewinnen können. Jedenfalls verläuft der Vorgang sehr rasch und wahrscheinlich gleichzeitig auf der ganzen Oberfläche des Embryo. Ich muss hier auch bemerken, dass ich nur ein einziges Mal den zelligen Bau des äussern Keimblattes schon an dem noch kugelförmigen Embryo bestimmt gesehen habe, und zwar an einem in Chromsäure gehärteten Präparat. Das ganze Blatt bestand aus einer einzigen Lage annähernd cubischer Zellen, welche ebenso deutlich von einander, wie von der innern noch formlosen Keimschicht abgegrenzt waren. Kerne konnte ich nicht wahrnehmen.

Hierauf streckt sich der Embryo und nimmt die Form eines Ellipsoids an, dessen Hauptaxe ungefähr anderthalbmal so lang ist, wie sein Querdurchmesser (Taf. III Fig. 13). Die elastische Hülle passt sich genau der neuen Gestalt des Embryo an und umschliesst denselben noch immer ziemlich eng. Nach einiger Zeit erscheint die Umgebung des einen Pols heller als die übrigen Theile des Embryonalkörpers, und stellt man das Microscop auf den Längsschnitt ein, so ist klar ersichtlich, dass eine allmähliche Verdünnung gegen das eine Ende zu, an dessen Spitze sie ihren höchsten Grad erreicht, stattgefunden hat (Taf. III Fig. 14). Oft bemerkt man noch in der Umgebung des hellen Endes, aber von ihm durch dazwischen liegende dunklere Partieen geschieden, einige rundliche helle Flecken, welche unzweifelhaft auch der Ausdruck von Verdünnungen der Körperwand sind. Die Abnahme der Mächtigkeit am Ende schreitet schnell fort, jedoch nicht ununterbrochen, sondern von Zeit zu Zeit sammelt sich wieder mehr Masse um den Pol an, um indessen bald darauf desto weiter zurückzuweichen. Die durchscheinenden Pseudozellen, deren Lage man im Ocularmicrometer bestimmt, rücken abwechselnd vor und zurück, im Ganzen entfernen sie sich aber doch mehr und mehr von dem Pol, so dass hier schliesslich nur ein sehr dünnes durchsichtiges Häutchen nachbleibt. Plötzlich entsteht an der Spitze ein strahliger Riss, und indem die Flüssigkeit der Leibeshöhle, einzelne Pseudozellen und unregelmässig gestaltete Gewebsfetzen mit sich reissend in die Hülle ausströmt, wulsten sich die zackigen Rissränder lippenförmig auf und verschmelzen rasch mit der zusammen sinkenden verdickten Körperwand des Embryos. Die Leibeshöhle hat eine Oeffnung erhalten — der Mund ist fertig. Ich bin überzeugt, dass die Stelle, wo die Verdünnung und der schliessliche Durchbruch stattfindet, jenem Theil des Keims entspricht, in welchem ursprünglich die Leibeshöhle als oberflächlicher Hohlraum auftrat.

Nachdem die Mundöffnung auf diese etwas brüske Manier entstanden ist, liegt der zu einem unförmlichen Häufchen zusammengefallene Embryo einige Minuten regungslos wie betäubt da. Dann richtet er sich langsam auf, und nun erkennt man, dass er im Wesentlichen schon die Gestalt des fertigen Thiers besitzt (Taf. III Fig 15). Gleichzeitig mit dem Munde haben sich nämlich

auch die Anlagen der Tentakeln gebildet: stumpfe niedrige kegelförmige Ausstülpungen der Körperwand, welche, wie diese, aus zwei deutlich geschiedenen Blättern bestehen und durch sehr weite Oeffnungen mit der Leibeshöhle communiciren. Ueber ihre Entstehung kann ich nur die Vermuthung aussprechen, dass bei der Zusammenziehung des Körpers, welche die Mundbildung begleitet, eine Ausstülpung jener erwähnten verdünnten kreisförmigen Stellen in der Umgebung des Mundpols (die ich aber nicht bei allen Embryonen mit Sicherheit erkennen konnte) eintritt. Die Zahl der ursprünglich angelegten Tentakeln ist gewöhnlich vier, jedoch ist dies nicht ausnahmslos der Fall, ich sah unter meinen Augen gleichzeitig sieben entstehen.

Der Embryo, dessen Bewegungen noch sehr träge sind, verschluckt nach und nach wieder die ausgestossene Flüssigkeit, in Folge dessen tritt er näher an die Schale heran, sein Leib schwillt kugelförmig auf, die Tentakelausstülpungen werden bis auf kaum wahrnehmbare Andeutungeu ausgeglichen und der Mund erscheint fest verschlossen. Dann erfolgt wiederum eine plötzliche Eruption, und das Thier kehrt zu seiner normalen Gestalt zurück. Dies Spiel wiederholt sich mehrere Male. Nun streckt sich der Körper in die Länge, und dem entsprechend wachsen auch die Tentakeln zu langen dünnen Röhren aus. Die Schale gestattet dem schon recht beweglichen Thier ein gerades Ausdehnen nicht mehr, sondern der Körper ist genöthigt, sich mehrfach zu krümmen und zu biegen. Trotzdem verbleibt der Embryo gewöhnlich noch zwei bis drei Tage innerhalb der schützenden Decke. Ein actives Durchbrechen derselben findet eigentlich überhaupt nicht statt: die früher ziemlich resistente Membran wird allmählich erweicht, ihre Substanz wandelt sich in einen klebrigen, fadenziehenden Schleim um und löst sich endlich im Wasser auf. Das frei gewordene junge Thier entspricht, abgesehen von seiner geringern Grösse, vollkommen dem ausgewachsenen: alle Gewebe haben sich zu ihrer definitiven Gestaltung differenzirt, und selbst die Nesselkapseln sind, wenn auch noch spärlich, so doch schon zur Entladung reif, entwickelt.

Was ich über die Entwicklung der Gewebe sagen kann, ist leider lückenhaft und dürftig. Wir haben schon gesehen, dass das Ectoderm entstand, indem sich die äussere helle Schicht des Embryonalkörpers in eine einfache Lage von Zellen umsetzt. Diese Zellen, die anfangs cubische Formen haben, flachen sich bei der Streckung des Körpers ab und werden zu polyedrischen Plättchen (Taf. III Fig. 16). Sie enthalten jetzt einen deutlichen, mit einem Kernkörperchen versehenen Kern, häufig aber auch zwei, und neben grösseren Dotterkörnchen bei H. viridis vereinzelte oder zu Häufchen zusammengeballte Chlorophyllkörner, während Pseudozellen in ihnen ausnahmslos fehlen. Etwas später ist ihre Form bei verkürztem Körper eine rhombisch verzogene, sie haben an Grösse abgenommen, und nun bemerkt man zwischen ihnen auch die ersten Anfänge des interstitiellen Gewebes als verhältnissmässig grosse spindelförmige oder unregelmässig gestaltete Zellen (Taf. III Fig. 18). Noch ist das Ectoderm indessen eigentlich ein einschichtiges Blatt, denn wenn die jungen Zellen des interstitiellen Gewebes auch theilweise von den grössern Neuromuskelzellkörpern bedeckt werden, liegt doch ein Theil ihrer Oberfläche frei zu Tage. Erst bei ältern Embryonen, wo sie sich schon stark vermehrt haben,

rücken sie ganz unter die auswachsenden Neuromuskelzellen in die Tiefe hinab. Darnach lässt sich wol kaum daran zweifeln, dass sowohl das Neuromuskelgewebe als auch das interstitielle Gewebe aus der primären einschichtigen Ectodermanlage durch Theilung und nachträgliche Umlagerung der Zellen hervorgehen.

Die Entstehung der Muskelfortsätze und der ersten Nesselkapseln habe ich nicht verfolgen können.

Die dunkle innere Schicht, aus der das Entoderm wird, erscheint auch nach der Bildung der Mundöffnung, und nachdem das Ectoderm schon eine vollkommen deutliche zellige Structur erlangt hat, noch immer als ein zusammenhängendes Plasmodium. Späterhin erst findet man an seiner Stelle ein einschichtiges Blatt leicht isolirbarer Zellen von prismatischer Form mit abgerundeten freien Enden. Sie besitzen von vornherein einen hellen Kern und umschliessen gewöhnlich mehrere wohlerhaltene Pseudozellen, neben welchen zahlreiche grössere oder kleinere unregelmässig gestaltete Körperchen liegen, die wol als Bruchstücke zerfallener Pseudozellen aufzufassen sind (Taf. III Fig. 17). Ich bemerke noch, dass die Entodermzellen bei ihrem Entstehen ausnahmslos solide Plasmakörper sind — die Vacuole bildet sich erst nachträglich.

Immerhin bin ich doch bei der Untersuchung der embryonalen Entwicklung der Hydra weiter gekommen als Ecker. Ecker fand, dass der Keim sich innerhalb der Schale zu einer Hohlkugel umgestaltet. Dann sah er in der geborstenen Schale einen kugligen Embryo mit heller äusserer Schicht und beobachtete, wie derselbe nach Ausstossung der in seiner Leibeshöhle enthaltenen Flüssigkeit eine dem erwachsenen Thiere ähnliche Form annahm. Ich glaube jedoch nach der kurzen Beschreibung und den Abbildungen erkannt zu haben, dass es sich in diesem Falle nicht um die Entstehung des Mundes gehandelt hat, sondern dass Ecker nur jenen vorhin beschriebenen Vorgang vor Augen hatte, in welchem der schon mit einer Mundöffnung versehene, durch Verschlucken der Flüssigkeit blasenförmig aufgeschwollene Embryo, den Inhalt seiner Leibeshöhle mit einer kräftigen Zusammenziehung wieder ausspeit. Die Umwandlung der beiden Schichten in zellige Keimblätter hat Ecker übersehen, und von den Pseudozellen, welche er, wie wir wissen, für Embryonalzellen hielt, sagt er: »Die Embryonalzellen scheinen mir überhaupt hier für den Aufbau des Embryo-Leibes eine mehr untergeordnete Bedeutung zu haben, und ich muss annehmen, dass die Körpersubstanz der Hydra wesentlich Intercellularsubstanz sei«[1]. Unverständlich ist dabei, wie Ecker gleich darauf kurz bemerken konnte, die Nesselkapseln bildeten sich in Zellen, und dann die Frage aufzuwerfen vermochte, ob bei der Aehnlichkeit der dickwandigen Embryonalzellen (Pseudozellen) mit dem dickwandigen Nesselbläschen, die letzteren nicht aus den ersteren oder einem Theil derselben hervorgingen — eine Frage, die, abgesehen von allem anderen, schon dadurch erledigt wird, dass zu der Zeit, in welcher die Bildung der Nesselkapseln beginnt, im Ectoderm keine Spur mehr von Pseudozellen zu finden ist.

---

[1] Entwicklungsg. d. gr. Armpolypen, p. 22.

Darin stimme ich mit ECKER und den andern Beobachtern vollkommen überein, dass die Hydra in ihrer Entwicklung kein freies Larvenstadium durchläuft, ja es fehlt sogar jede Andeutung, welche auf das frühere Bestehen eines solchen in der Ahnenreihe des Thiers schliessen liesse. Durch dies Verhalten, das die Hydra mit den Tubularien, welche ihr, wie mir scheint, auch sonst der Entwicklung nach sehr nahe verwandt sind, theilt, nehmen beide Gattungen eine besondere Stellung unter den Coelenteraten ein, da diese allgemein aus einer frei beweglichen Planula hervorgehen. Dem jungen Thier in der Gestalt, wie es bei Hydra und den Tubularien seine Hülle verlässt, einen besondern Namen zu geben und nach der Analogie von Planula »Actinula« zu nennen, wie ALLMAN vorgeschlagen hat [1], dürfte nicht ganz passend sein, weil seine Verschiedenheit von dem Ausgewachsenen bloss in einigen unbedeuden Dimensionsabweichungen besteht, ausserdem ist die Planula mit der Actinula nicht vergleichbar, da beide nicht bloss verschiedene Formen, sondern wirklich verschiedene Stufen derselben Entwicklungsreihe darstellen, und man müsste consequenterweise auch bei den Hydroiden, bei welchen die Planula sich festsetzt und Tentakeln treibt, diese Form als Actinula bezeichnen. Wesentliche morphologische Verschiedenheiten zwischen einer Planula und den entsprechenden Embryonalformen der Hydren und Tubularien giebt es aber nicht — die Flimmerung der äussern Körperschicht darf nur als eine specifische physiologische Leistung und nicht als ein anatomischer Character aufgefasst werden. Immerhin lässt sich nicht leugnen, dass der schon auf den ersten Blick frappante Unterschied im Gange der Entwicklung um so auffallender ist, als er bei nahe verwandten Thieren sich findet. Ich glaube jedoch, dass von einem Gesichtspunkt aus das Verständniss dieser Ungleichmässigkeit gewonnen werden kann. Es dürfte unbestreitbar sein, dass der Reichthum oder die Armuth des Eies an aufgespeicherten Nahrungsstoffen von eingreifendem Einfluss auf den Verlauf der Entwicklung sein muss. Vorausgesetzt, dass die Zeitdauer der Vorgänge von der Reife des Eies bis zur wesentlichen Vollendung des Körpers des Thiers nicht gar zu kurz und relativ unveränderlich ist, so werden die mütterlicherseits reichlich ausgestatteten Eier wahrscheinlich die günstigsten Chancen für die Vollendung ihrer Entwicklung haben, wenn sie sich so viel als möglich von aller Berührung mit der Aussenwelt zurückziehen, indem sie unausgesetzt an einem sichern Ort verbleiben oder sich selbst schützende widerstandsfähige Hüllen bilden; die andern dagegen, welche eine sehr ärmliche Mitgift erhalten haben, die vielleicht nicht einmal ausreicht, um bis zu Ende die Kosten der Entwicklung zu decken, werden genöthigt sein, bereits einen der gegebenen typischen Entwicklungszustände in der Weise zu erziehen, dass er im Stande ist, selbständig zu erwerben; im Gegensatz zu den ersteren werden sie daher schon frühzeitig ein freies, bewegliches, auf das Aufsuchen von Nahrung gerichtetes Leben führen müssen. Je ärmer die Eltern sind, desto früher muss das Kind sich selbst sein Brod schaffen.

---

[1] Report on the present state of our knowledge of the reproductive system in the Hydroida (Rep. of the British Association for 1863) p. 411.

Das erste Verhältniss liegt nun bei Hydra vor. Ich glaube kaum zu irren, wenn ich behaupte, dass das Ei dieses Thiers eins der verhältnissmässig am besten dotirten ist. Ich habe eine junge Hydra, die ich selbst aus der Keimschale befreit hatte, in ausserordentlich reines Brunnenwasser gesetzt, und trotzdem, dass erst ganz zuletzt und nur mit grosser Mühe einige Infusorien in diesem Wasser aufgefunden waren, also von aussen zu beziehende Nahrung so gut wie vollständig fehlte, lebte das Thierchen höchst munter länger als drei Monate. Die Eier der Tubularien sind gross und jedenfalls auch gut versorgt, wenn auch nicht in dem Maasse, wie die der Hydra. Bei den meisten andern Hydroiden, welche eine Planula bilden, sind die Eier dagegen, soweit ich nach Abbildungen und Beschreibungen urtheilen kann, entweder verhältnissmässig klein oder ihr Plasma enthält nur wenig von jenen dichten Eiweisskörnchen und -Bläschen, die ein so werthvolles und vollkommenes Nahrungsmaterial darbieten.

Soweit die Coelenteraten überhaupt besondere Organe zur Erzeugung der Eier und des Samens bilden, erscheinen bei ihnen diese Organe im Allgemeinen in ihrem reinsten und einfachsten Verhältniss, insofern sie nämlich, ihrer nur zeitweiligen physiologischen Bedeutung entsprechend, mit dem jemaligen Eintreten der Geschlechtsthätigkeit als Neubildungen von Grund auf entstehen und nach Beendigung ihrer Function wieder spurlos verschwinden. Bei den höhern Thieren ist dies ursprüngliche Verhalten zwar auch noch andeutungsweise vorhanden, indem in den Zwischenzeiten der auf einander folgenden Perioden der Brunst oder der Eilösung die beständigen Hoden und Eierstöcke mehr oder weniger ausgesprochen den Character rudimentärer Organe im anatomischen Sinne annehmen, aber sie sind hier eben doch ein- für allemal angelegt und werden durch ihre unveränderlichen Beziehungen zu andern Theilen des Körpers integrirende Factoren derselben. Als solche gehören sie natürlich in das Gebiet der Anatomie, wo sie dagegen nur vorübergehend als Ausdruck der periodischen Geschlechtsthätigkeit auftreten, da fällt auch die Beschreibung der Geschlechtsorgane recht eigentlich mit in die Entwicklungsgeschichte hinein.

Kurz gefasst ist der Entwicklungsgang der Hydra folgender. Hoden und Eierstöcke entstehen als einfache circumscripte Wucherungen des interstitiellen Gewebes gewisser Körperstellen. Die Zellen des Hodens verkleinern sich durch fortgesetzte Theilungen beträchtlich, sie nehmen zuletzt Kugelform an und verlieren ihren Kern, an dessen Stelle ein Körperchen tritt, welches sich mit dem zunächst an der Oberfläche entstandenen Faden verbindet und so als fertiges Spermatozoid die Bildungszelle verlässt. Sämmtliche oder doch bei weitem die meisten Hodenzellen bilden Samenfäden. Von den Zellen des Ovariums entwickelt sich dagegen immer nur eine einzige zu einem Ei. Mit der Reife des Eies degenerirt und schwindet das Keimbläschen, das Ei verlässt seine Hülle, wird befruchtet und macht eine regelmässige Furchung durch. Die Zellen des auf diese Weise entstandenen Keims scheiden Kerne aus, dann

differenzirt sich an der ganzen Oberfläche ein einschichtiges Blatt prismatischer Zellen. Dies Blatt wandelt sich in seiner Totalität in ein Chitingebilde, in die äussere Keimschale, um. Die übrigbleibende Masse des Keims scheidet eine structurlose Membran aus — die innere Keimschale — und nachdem ihre Kerne geschwunden sind, verschmelzen hierauf sämmtliche Keimzellen zu einem zusammenhängenden Plasmodium. In diesem soliden Plasmakörper entsteht als Anlage der verdauenden Cavität excentrisch eine kleine Höhle, die sich allmählich bedeutend vergrössert. So geht aus dem soliden Keim eine ziemlich dickwandige Keimblase hervor. Ihre Wand hat zunächst überall ein durchaus gleichartiges Gefüge. Dann bildet sich durch Umlagerung oder theilweisen Schwund der festen Einschlüsse in der noch immer zusammenhängenden Plasmamasse der Keimblase eine äussere helle Schicht, und zugleich wird die äussere Keimschale durchbrochen. Hat die helle Schicht eine gewisse Mächtigkeit erreicht, so zerfällt sie in eine einfache Lage gleich grosser Zellen: dies ist das primitive Ectoderm. Erst später vollzieht sich derselbe Vorgang in der innern Schicht, und aus dieser ist dann das Ectoderm entstanden. Das Neuromuskelgewebe und das interstitielle Gewebe entwickeln sich durch Theilung und Differenzirung aus der primitiven Zelllage des Ectoderms. Unterdessen ist der Embryo aus seiner kugligen Form in eine ellipsoidische übergegangen; an dem einen Pol verdünnt sich allmählich die Körperwand, bis hier endlich durch einfaches Zerreissen die Mundöffnung entsteht, und gleichzeitig mit dieser bilden sich die Anlagen der Tentakeln als Ausstülpungen beider Blätter des Körpers. Wenn darauf der Embryo die innere Keimschale verlässt, ist die Entwicklung im Wesentlichen beendigt.

Ich darf es wol als ein befriedigendes Ergebniss dieser Untersuchung bezeichnen gegenüber den Angaben Ecker's, welche für die Hydra eine mit allem Gesetzlichen unvereinbare Entwicklungsweise hinstellten, nachgewiesen zu haben, dass die ersten Entwicklungserscheinungen auch dieses Thiers sich mit Leichtigkeit und vollkommen in den allgemeinen Bildungsmodus des thierischen Körpers einordnen lassen. Wie es von allen näher untersuchten Thieren bekannt ist, so findet auch bei Hydra die Anordnung des durch die Furchung des Eies geschaffenen Keimmaterials in zwei concentrisch geschichtete Keimblätter statt, welche die feste Grundlage darstellen, von der alle weiterhin sich vollziehenden Umbildungen und Ausbildungen direct oder indirect ihren Ausgang nehmen. Die hierin ausgesprochene Wesensgleichheit sämmtlicher Thiere hat Baer zuerst erkannt und in ihrer grossen Bedeutung zu würdigen gewusst — derselbe Mann, der mit unvergleichlicher Energie und bewunderungswürdigem Geist die Lehre von den unabhängigen Typen des Thierreichs nach ihren Entwicklungsformen aufgestellt und durchgeführt hat.

Es ist wahr, dass die Vorgänge, durch welche die Keimblätter zu Stande kommen, von der Furchung an in nicht unbeträchtlichem Maasse von einander abweichen, diese Unterschiede des Bildungsmodus aber zur Begründung wesentlich verschiedener Entwicklungsformen benutzen zu wollen, scheint um so weniger gerechtfertigt, als die Maxima der Differenzen nicht nur innerhalb ein und desselben Typus, sondern sogar innerhalb derselben Classe vereint sich finden.

Bei Hydra fällt als besonders störendes Moment das Verschmelzen der Keimzellen auf, ich glaube jedoch, dass es gestattet ist, diesen Umstand, einerseits mit Hinweis auf die unwiderlegten Angaben über dasselbe Vorkommniss bei den Keimen einiger Säugethiere, andrerseits unter Berufung auf das Fehlen eines ähnlichen Zustands in der Entwicklung nahe stehender Hydroiden, als unwesentlich aus der allgemeinen Betrachtung und Vergleichung zu eliminiren.

Wenn aber als Grundgesetz der Entwicklung feststeht, dass bei allen Thieren von den Coelenteraten an die Scheidung des indifferenten Keimmaterials in zwei concentrische Schichten sich vollzieht, und dass allein aus diesen primären Keimblättern der Thierkörper sich aufbaut, so erhebt sich die weitere Frage, ob überall die Beziehung der beiden Blätter zu den entstehenden Geweben eine identische ist, ob jene Träger der wesentlichen Functionen, die Epithelien, die Muskulatur, die Nerven und das Bindegewebe mit Rücksicht auf die Keimblätter gleichen Ursprungs sind — mit einem Wort die Frage nach der Homologie der analogen thierischen Gewebe.

Wir sind weit entfernt, hierauf eine allgemein gültige Antwort geben zu können. Ist doch bisher die Entstehung der Gewebe fast ausschliesslich bei Wirbelthieren untersucht worden, und Jedermann weiss, dass selbst auf diesem beschränkten Gebiete noch Manches ganz dunkel ist, Vieles zweifelhaft, Weniges unbestritten. Von den Arthropoden, Mollusken, Echinodermen und Würmern ist trotz einiger neuerer ausgezeichneter Arbeiten zu wenig Positives bekannt, um den Versuch der Vergleichung wagen zu dürfen. Günstiger steht die Sache für die Coelenteraten. Indem HUXLEY in einer fundamentalen Arbeit den typischen Bau dieser Thiere feststellte, wies er zugleich hin auf die Uebereinstimmung der physiologischen Leistungen des Ectoderms und Entoderms des erwachsenen Coelenteratenkörpers mit denen des äussern und innern Keimblatts der Embryonen höherer Thiere [1]. Diese Uebereinstimmung schien in der That so klar, dass die HUXLEY'sche Anschauung bald zahlreiche Anhänger sich erwarb, von denen ich nur KÖLLIKER und ALLMAN und aus neuester Zeit HÄCKEL zu nennen brauche. Nun darf man aber nicht vergessen, dass mit der Anerkennung der Wesensgleichheit des Ectoderms und des äussern Keimblatts eine noch schwebende wichtige Frage in der Entwicklung der Wirbelthiere principiell entschieden ist, nämlich die Abstammung und Zugehörigkeit des sogenannten mittlern Keimblatts oder doch wenigstens die der primären Muskelanlage. Denn da die Muskulatur der Coelenteraten unzweifelhaft dem Ectoderm angehört, so würde sich die ganze Uebereinstimmung in eine rein äusserliche gleichgültige Aehnlichkeit auflösen, wenn das Muskelgewebe der Wirbelthiere nicht vom äussern, sondern vom innern Keimblatt seinen Ursprung nähme. Den grössten wissenschaftlichen Werth hat HUXLEY's Auffassung aber, sobald nachgewiesen werden kann, dass die prätendirte Gleichhheit nicht nur allgemeine Geltung besitzt, sondern auch im Einzelnen durchführbar ist.

Als ich von diesem Gesichtspunkte aus das Ectoderm der erwachsenen Hydra mit dem

[1] On the Anatomy and the Affinities of the Family of the Medusae. Phil. Transact. 1849, p. 426.

äussern Keimblatt der Wirbelthiere verglich, stellte sich zunächst heraus, dass die Gleichsetzung der Gewebe nicht auszuführen war. Denn wir haben gesehen, dass die oberflächliche Lage des Ectoderms aus sehr eigenartigen Zellen zusammengesetzt ist, deren Körper, wie früher ausgeführt wurde, als reizleitender, nervöser Theil sich darstellt, während ihre contractilen Fortsätze eine unzweideutige, aber höchst einfache Muskulatur bilden — welchen Elementen des äussern Keimblatts sollten diese Zellen nun entsprechen? Ihrer Lage nach stimmen sie mit der epithelialen Schicht des äussern Keimblatts, dem Hornblatt, überein, sie diesem gleichzusetzen ist aber nicht möglich, da Nichts dafür und Alles dagagen spricht, dass echte Epithelien sich je zu muskulösen und motorisch-nervösen Elementen umbilden können. Gesetzt, man wollte dies trotzdem thun, so wäre hiermit dennoch von vornherein die Gleichartigkeit aufgehoben, weil dann die Muskulatur der Hydren aus einem Theil des Hornblatts bestände, jene der Wirbelthiere aber ganz sicher nicht vom Hornblatt herkommt: beide würden also genetisch durchaus verschiedenartig sein. Homologisirt man dagegen das Neuromuskelgewebe der Hydra mit den vereinigten primären Anlagen der Muskulatur und der motorischen Nerven der Wirbelthiere, dann fehlt der ersteren jede Andeutung des äussern Epithels und der Vergleich verliert sich so wiederum in's Unbestimmte und Haltlose.

Hier wie überall — die Entwicklungsgeschichte gab den Ausschlag. Wir fanden, dass am Hydrakeim sich zu allererst ein einfaches oberflächliches Blatt differenzirt, und dass dies sich in die chitinisirte Keimschale verwandelt. Dies Moment ist entscheidend. Denn wenn man die Keimschale in Zusammenhang mit dem bleibenden Ectoderm als äusserste Schicht desselben betrachtet, ergiebt sich in der That eine klare Uebereinstimmung mit dem äussern Keimblatt und der Muskelanlage der Wirbelthiere. Bei diesen folgen von aussen nach innen auf einander: 1. Hornblatt, 2. Nervenblatt (als äusseres Keimblatt zusammengefasst), 3. Muskelanlage (mittleres Blatt); bei Hydra 1. Keimschale (Hornblatt), 2. Nervenzellenlage, 3. Muskellamelle. Die Verschiedenheit liegt bloss im zeitlichen Gang der Entwicklung. Das Hornblatt der Hydra entsteht ganz zuerst, wenn in dem übrigen Keimmaterial noch keine Spur einer Sonderung sich zeigt, und die Anlagen des Ectoderms und Entoderms differenziren sich erst nachdem das Hornblatt schon längst zur Schale geworden ist. Beim Froschkeim ist indessen doch auch, wie zuerst STRICKER besonders hervorgehoben hat, das Hornblatt als einfache Zelllage erkenntlich, lange bevor die vollständige Sonderung der Keimblätter sich vollzogen hat; RYNEK hat dasselbe Verhältniss am Forellenkeim gefunden. Und wenn beim Keim des Huhns diese Scheidung in der ursprünglichen Anlage des äussern Blatts nicht wahrnehmbar ist, so ist diese doch von Hause aus mehrschichtig und die Trennung in Horn- und Nervenblatt findet in derselben Weise statt, wie bei den vorgenannten Thieren, nur später. Dem Nervenblatt und der Muskelanlage der Wirbelthiere entsprechend, haben wir nun in gleicher topographischer Beziehung zum Hornblatt das einheitliche Neuromuskelgewebe der Hydra. Die leitenden Theile desselben befinden sich genau in demselben Lageverhältniss zu den übrigen Schichten, wie dies mit der primären Nervenanlage des Wirbelthierembryo der Fall ist; die morphologische

Gleichstellung der contractilen Fortsätze und der primitiven Muskulatur des Wirbelleibes ist, wie gesagt, nur unter der Voraussetzung möglich, dass die letztere vom äussern Keimblatt aus sich bildet. Es ist jedenfalls sehr bemerkenswerth, dass durch die Verbindung der Muskelfortsätze der Hydra zu einer geschlossenen Lamelle, eine dem Entoderm dicht anliegende, scheinbar ebenso bestimmt von den äussern Zelllagen des Ectoderms wie vom Entoderm geschiedene mittlere Schicht entsteht, die also ganz dieselbe Lage hat, wie das mittlere Keimblatt der Wirbelthiere — wie ich nachzuweisen versucht habe, ist die Muskellamelle aber in Wirklichkeit keine discrete selbständige Körperschicht, sondern ihre Elemente gehören als Fortsätze den leitenden Zellkörpern der äussern Lage des Ectoderms an und gehen continuirlich in diese über.

Das interstitielle Gewebe, das aus gemeinschaftlicher Anlage sich vom Neuromuskelgewebe abtrennt, lässt sich vorläufig nicht mit genügender Sicherheit einem bestimmten Theil der Keimblätter der Wirbelthiere homologisiren. In seinem morphologischen Character nähert es sich dem Bindegewebe, in seinen Beziehungen zu den Leistungen des Gesammtorganismus entfernt es sich dagegen weit von diesem. Eine ganz specifische Bedeutung erhält es durch die Production der Nesselkapseln — jener wunderbaren, völlig unvermittelt dastehenden Bildungen. Dagegen liegt ein fester Vergleichungspunkt in der Thatsache, dass vom interstitiellen Gewebe aus die Geschlechtsorgane sich entwickeln. Und vergleicht man die Darstellung, welche Waldeyer von der Urogenitalanlage des Hühnchens gegeben hat, mit der Bildungsgeschichte des Ovariums der Hydra, so ist allerdings die fundamentale Uebereinstimmung nicht zu verkennen. Wenn ich demnach die Homologie des interstitiellen Gewebes der Hydra mit jenen Theilen des Keims der Wirbelthiere, aus denen die Geschlechtsorgane hervorgehen, für sehr wahrscheinlich halten muss, so bedarf es doch noch weiterer Untersuchungen, um dies zur Evidenz zu bringen.

Die Vergleichung des Entoderms mit dem innern Keimblatt bietet gar keine Schwierigkeit dar: hier liegt die Uebereinstimmung der Genese so klar zu Tage, dass eine besondere Begründung wol überflüssig wäre.

Die wesentliche Eigenthümlickeit der Entwicklung der Hydra ist die Verwandlung der ganzen äussern Epithelschicht des Keims in ein vergängliches embryonales Organ. Während bei den Wirbelthieren das Hornblatt mit in die Organisation des definitiven Körpers aufgenommen wird und als Epidermis eine schützende Decke — gleichsam eine bleibende Schale — für die ganze äussere Oberfläche des erwachsenen Thiers darstellt, geht dasselbe, wie wir gesehen haben, bei Hydra in die Keimschale über, welche nur für die Zeit der embryonalen Entwicklung als Schutzorgan dient und von dem ausschlüpfenden jungen Thier abgestreift wird. So ist denn wirklich die äussere Begrenzung des Körpers der erwachsenen Hydren nicht von der ursprünglich oberflächlichen Zelllage des Keims gebildet, sondern von der zunächst darunterliegenden — das Nervenblatt tritt in unmittelbare Berührung mit der Aussenwelt. Dies aussergewöhnliche Verhältniss war der Grund, welcher uns früher verhinderte, die Homologie der

persistirenden Gewebe des Ectoderms und der analogen Gewebe des äussern Keimblatts zu erkennen.

Für die hier vertretene Auffassung muss es natürlich von entscheidender Bedeutung sein, wie sich die entsprechenden Bildungsvorgänge bei den übrigen Coelenteraten gestalten. Der Keimschale ähnliche Bildungen finden sich, soviel ich weiss, ausser bei Hydra im ganzen Stamme nicht. Viele der höheren Formen besitzen dagegen unzweifelhaft ein echtes äusseres Epithel — es ist also anzunehmen, dass bei ihnen ebenso wie bei den Wirbelthieren die Epithelschicht des äussern Blatts erhalten bleibt. Bei denjenigen der festsitzenden Hydropolypen aber, deren Bau im wesentlichen dem der Hydra gleich zu sein scheint, die jedoch aus einer flimmernden Larve hervorgehen, kommt es darauf an, ob die cilientragende äussere Zellschicht wirklich direct in ein bleibendes Gewebe übergeht. Ehe wir speciell auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen haben, werden wir die Frage als eine offene betrachten müssen.

Innerhalb der übrigen Thierstämme kommen nur bei der Entwicklung der Würmer Verhältnisse vor, welche sich denen von Hydra anschliessen. So ist aus der schönen Arbeit von Desor[1] bekannt, dass bei Nemertes obscura und Polynoe squamata die oberflächlichste Zellage des Keims, welche bei ersterer überall, bei der andern nur auf einer mittleren Zone flimmert, von der auskriechenden Larve abgeworfen wird. Indessen scheint hier die Larvenhaut nicht aus dem ganzen Hornblatt hervorzugehen, sondern bloss aus der obersten Lage der von vornherein mehrschichtig angelegten, epithelialen Schicht des äussern Blatts. Aehnliches mag feiner auch bei einigen Trematoden und Cestoden, vielleicht auch bei Bryozoen sich finden.

Vorstehende Betrachtung resumirend möchte ich die zu Anfang aufgeworfene Frage dahin beantworten, dass die Uebereinstimmung der Entwicklung der Hydra und der Wirbelthiere nicht nur bis zu den primären Keimblättern reicht, sondern dass auch die specialisirten Gewebe die Epithelien, die Muskeln mit den dazugehörigen Nerven und die Geschlechtsorgane bei beiden mit Rücksicht auf die Keimblätter eine wesentlich gleichartige Genese haben. Die Homologie des Ectoderms der erwachsenen Hydra mit dem vereinigten äussern und mittlern Blatt der Wirbelthiere ist aber eine incomplete (im Sinne Gegenbaur's), weil die Epithelialschicht des äussern Blatts der ersteren im Lauf der Entwicklung verloren geht.

Die niedrige Stellung der Coelenteraten im System begreift sich vollkommen aus ihrer Entwicklungsgeschichte. Ihr Typus ist bestimmt durch das Erhaltenbleiben der fundamentalen räumlichen Beziehungen der Keimblätter und ihrer differenten Schichten zu einander und zur Aussenwelt. Und was von wesentlicher Bedeutung ist — die morphologische Sonderung der Keimblätter in der Richtung der Fläche fehlt bei den niedern Formen gänzlich und ist bei den höheren doch nur äusserst schwach entwickelt. Wenn auch verschiedene Flächenabschnitte desselben Keimblatts im ausgebildeten Körper häufig Modificationen der physiologischen Leistung

[1] On the Embryology of Nemertes with an Appendix on the Embryonic Development of Polynoe and Remarks on the Embryology of Marine Worms in general. Boston Journal of Natural History. T. VI. 1857.

darbieten, so kommt es doch nur ausnahmsweise zur Differenzirung beständiger einheitlicher Organe. Die hiermit gegebene grosse Einfachheit und Gleichförmigkeit des ganzen Körperbaues unterscheidet die Coelenteraten von allen andern Thierstämmen, bei denen der definitive Körper durch weitgehende histologische Sonderungen, hauptsächlich aber durch vielfache Verlegungen und Verflechtungen der Theile der Keimblätter entsteht, so dass die ursprünglichen Lagenverhältnisse der Keimblätter an den fertigen Organen meist gar nicht, am Gesammtkörper nur in sehr verwaschenen Umrissen erkennbar sind. Verfolgt man aber die Entwicklungsgeschichte dieser complicirten Organisationen rückwärts, so kommt man, bei den Wirbelthieren und höchst wahrscheinlich auch bei allen übrigen Thierstämmen, schliesslich auf Formen, welche denen der Coelenteraten im wesentlichen entsprechen. Da nun diese Formen bei den höheren Thieren nothwendige, aber vorübergehende Entwicklungszustände sind, auf denen sich dann der specifische Typus aufbaut, bei den Coelenteraten dagegen dieselben Formen unverändert erhalten bleibend den Typus bilden, so ergiebt sich der Schluss, dass nicht bloss bei allen Thieren die Entwicklungsvorgänge bis zu einer gewissen Stufe identisch sind, sondern, dass auch in der individuellen Entwicklung der Uebergang eines Typus in den andern wirklich stattfindet, indem der constante Typus der Coelenteraten von allen höhern Thieren als Entwicklungszustand durchlaufen wird. Der einfache Typus der Coelenteraten ist die gemeinschaftliche Grundform, auf welche alle die unendlich reichen und mannigfaltigen Gestaltungen des Thierkörpers direct oder indirect zurückgeführt werden können.

Erklärung der Tafeln.

Taf. I.

Fig. 1. Querschnitt durch den oberen Theil des Fusses von Hydra aurantiaca, *ec.* Ectoderm, *ml.* Muskellamelle, *en.* Entoderm. Chromsäurepräparat.

» 2. Entoderm von der äussern Fläche gesehen, *a.* Plasmaschlauch, *b.* Vacuole. Das Ectoderm ist nach minutenlanger Einwirkung von schwacher Salpetersäure entfernt. Die Grenzen der Zellschläuche sind stellenweise deutlich. H. aurant.

» 3. Isolirte Entodermzellen durch Zusatz von 1 % Essigsäure zusammengefallen.

» 4. Solide Entodermzellen aus dem Magentheil. 0,1 % Essigsäure.

» 5. Entodermzellen nach längerer Behandlung mit 1 % Salpetersäure kugelförmig aufgequollen. Fig. 1—5. Verg. 310.

» 6. Freie Enden der Entodermzellen des Fusstheils mit schwingenden Cilien. Nach einem feinen Querschnitt vom lebenden Thier. Verg. 840.

» 7. Querschnitt durch das in Chromsäure von 0,025 % gehärtete Ectoderm, *n.* grosse Zellkörper der äussern Lage mit ihren grossen Kernen, *ig.* interstitielles Gewebe, *ml.* Muskellamelle mit querdurchschnittenen Muskelfortsätzen. Verg. 500.

» 8. Ectoderm von der Fläche gesehen, *n.* grosse Zellkörper, *ig.* dazwischen liegende Züge des interstitiellen Gewebes, *m.* Muskelfortsätze. Chromsäurepräparat.

» 9. Neuromuskelzellen des Körpers nach Behandlung mit Essigsäure von 0,025 %. Das interstitielle Gewebe ist entfernt, *m.* Muskelfortsätze.

» 10. Isolirte Neuromuskelzellen vom Körper. Essigsäure von 0,05 %.

» 11. Neuromuskelzellen von der Fussscheibe, *m.* Muskelfortsatz. Ebenso behandelt.

» 12. Zellen aus dem interstitiellen Gewebe, *a. b.* ohne Nesselkapseln, *c. d. e.* mit grossen Nesselkapseln, *f.* Rest der Bildungszelle, nachdem die Kapsel herausgefallen ist, *g.* kernhaltige Zelle mit einer grossen, *h.* eine solche mit einer kleinen Nesselkapsel, *i.* Zellen mit unentwickelten kleinen Kapseln. 1 % Essigsäure. Fig. 1—12 von H. aurantiaca.

» 13. Ausgebildete Hoden aus einem Haufen von ovalen kernlosen Zellen bestehend. Nach Behandlung mit 0,5 % Essigsäure isolirt. Fig. 8—13. Verg. 310.

» 14. Entwicklung der Hodenzellen und der Samenkörper, *a.* vergrösserte und sich stark vermehrende Zellen des interstitiellen Gewebes, *b.* dieselben nachdem der Kern zu zerfallen begonnen hat, *c.* dieselben zu hyalinen Kugeln aufgequollen, *d.* mit entwickelten Fäden, *e.* reife Spermatozoiden. Vergl. 500. Fig. 13 u. 14 von H. viridis.

Taf. II.

» 1. Beginn der Bildung des Ovariums. Die Zellen des interstitiellen Gewebes (*ig*) haben sich bedeutend vermehrt, liegen aber noch in einzelnen Häufchen beisammen, *n.* grosse Zellkörper des Ectoderms.

» 2. Weiter entwickeltes Stadium. Die vergrösserten Ovarialzellen (*o*) bilden eine fast vollständige Schicht unter den grossen Zellkörpern (*n*).

» 3. Das ausgebildete Ovarium vor der Entstehung des Eies. Durch Behandlung mit 0,5 % Essigsäure isolirt.

» 4. Einzelne Ovariumzellen. Fig. 1—4. Verg. 310.

» 5. *a.* Ovariumzellen und *b.* junges Ei mit Kern und Kernkörperchen aus demselben Eierstock. Verg. 500.

» 6. Ein anderes Ei mit breiten Fortsätzen.

» 7. Ei von der Seite gesehen. Um den Kern, aus dem das Kernkörperchen geschwunden ist, liegen unregelmässig geformte dichte Eiweissstückchen.

Fig. 8. Dasselbe von oben gesehen. Fig. 6—8. Verg. 310.
» 9. Ei mit Keimbläschen und Keimfleck, die Bildung der Chlorophyllkörner hat begonnen. Verg. 240.
» 10. Weiter entwickeltes Ei mit Chlorophyllkörnern und Pseudozellen angefüllt. Der Keimfleck des Keimbläschens ist in der Fig. nicht zu sehen, war aber noch vorhanden. Verg. 120.
» 11. Keimbläschen isolirt aus einem Ei, das ungefähr auf derselben Entwicklungsstufe sich befand, wie das der Fig. 10, *a*. Membran, *b*. Keimfleck, *c*. stark lichtbrechendes Körperchen in demselben.
» 12. Aelteres Keimbläschen, dessen Inhalt sich verändert hat. Der Keimfleck in einen unregelmässigen Körper übergegangen.
» 13. Keimbläschen aus einem halbkugligen Ei in fettigem Zerfall begriffen. Fig. 11—13. Verg. 600.
» 14. Neuromuskelzellen durch 0,5 Essigsäure aus der Eihülle isolirt. Verg. 310.
» 15. *A*. Entwicklung der Pseudozellen von H. viridis, *B*. reife Pseudozellen von H. aurantiaca. Verg. 500.
» 16. Ei (*e*) kurz vor Durchbrechung der Hülle (*n*).
» 17. Erstes Furchungsstadium.
» 18. Zweites Furchungsstadium.
» 19. Maulbeerförmiger Keim. Fig. 16—19. Vergl. 50. Alle Fig. der Tafel mit Ausnahme von 15*B* beziehen sich auf H. viridis.

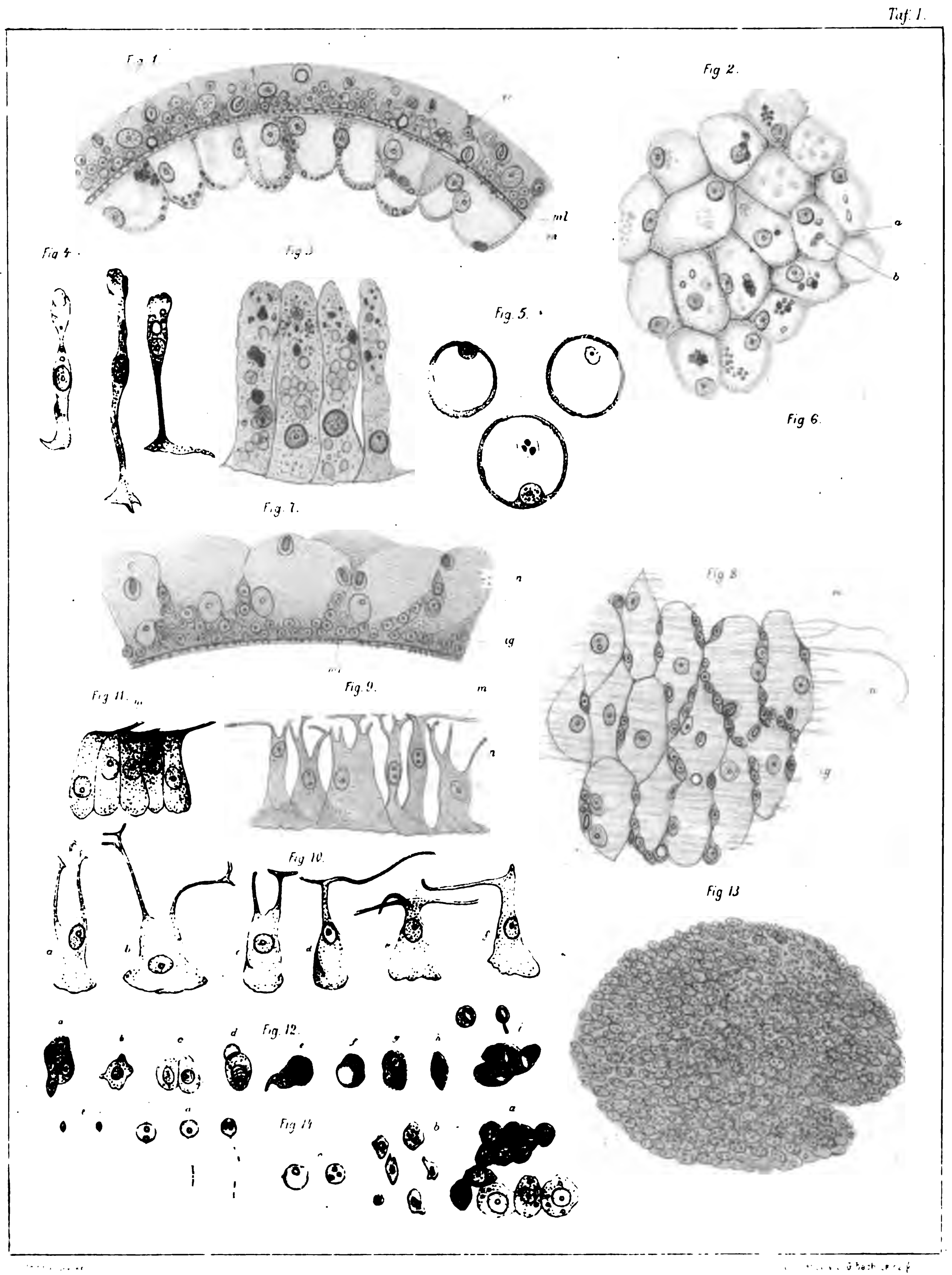
Taf. III.

» 1. Oberflächliche Zellenlage des Keims (Hornblatt) von der Fläche gesehen. Die Zellen haben noch keine Kerne.
» 2. *A*. Zellen desselben Blattes von der Seite gesehen: sie besitzen einen Kern (*k*). *B*. Noch kernlose Zellen der innern Masse des Keims.
» 3. Zellen des Hornblatts, die äussere Schicht derselben hellt sich auf. Fig. 1—3 von H. viridis.
» 4. Zellen des Hornblatts von H. aurant. Das dünne Deckhäutchen der Vacuolen ist durch Chromsäure zerstört.
» 5. Vom Hornblatt von H. viridis. Die erste Membran (*b*) ist gebildet, die Kerne (*k*) zerfallen.
» 6. Die Umwandlung in Membranen (*as*) vorgeschritten.
» 7. Ausgebildete Keimschalen, *as*. die äussere, *is*. die innere, *b*. Plasmamasse des Keims.
» 8. Aeussere Keimschale von der Fläche gesehen. Fig. 6—8 von H. viridis. Fig. 1—8. Verg. 310.
» 9. Optischer Durchschnitt durch den Keim von H. aurantiaca, *a*. halbkuglig vorspringende Vacuolen.
» 10. Optischer Durchschnitt durch einen älteren Keim von H. aurant., *a*. äusseres Schalenhäutchen, *b*. Flüssigkeitsraum, *c*. die Schale mit ihren Stacheln.
» 11. Durchschnitt durch die Keimblase von H. viridis, *as*. äussere Schale, *is*. innere Schale, *b*. Plasmaschicht, *lh*. Leibeshöhle.
» 12. Embryo von H. aurant., *is*. innere Keimschale, *ec*. Ectodermanlage, *en*. Entodermanlage. Fig. 9—12. Verg. 125.
» 13. Embryo in die Länge gestreckt. Dieselben Bezeichnungen wie in der vorhergehenden Figur.
» 14. *is*. *ec*. und *en*. wie in Fig. 12, *m*. verdünnte Stelle, an welcher der Mund durchbricht.
» 15. Embryo nach Durchbruch der Mundöffnung und Ausstülpung der Tentakeln. Fig. 13—15. Verg. 80.
» 16. Zellen des primären Ectoderms.
» 17. Zellen des embryonalen Entoderms.
» 18. Zellen des interstitiellen Gewebes vor Entstehung der Nesselkapseln.
Fig. 13—18 von H. viridis. Fig. 16—18. Verg. 310.

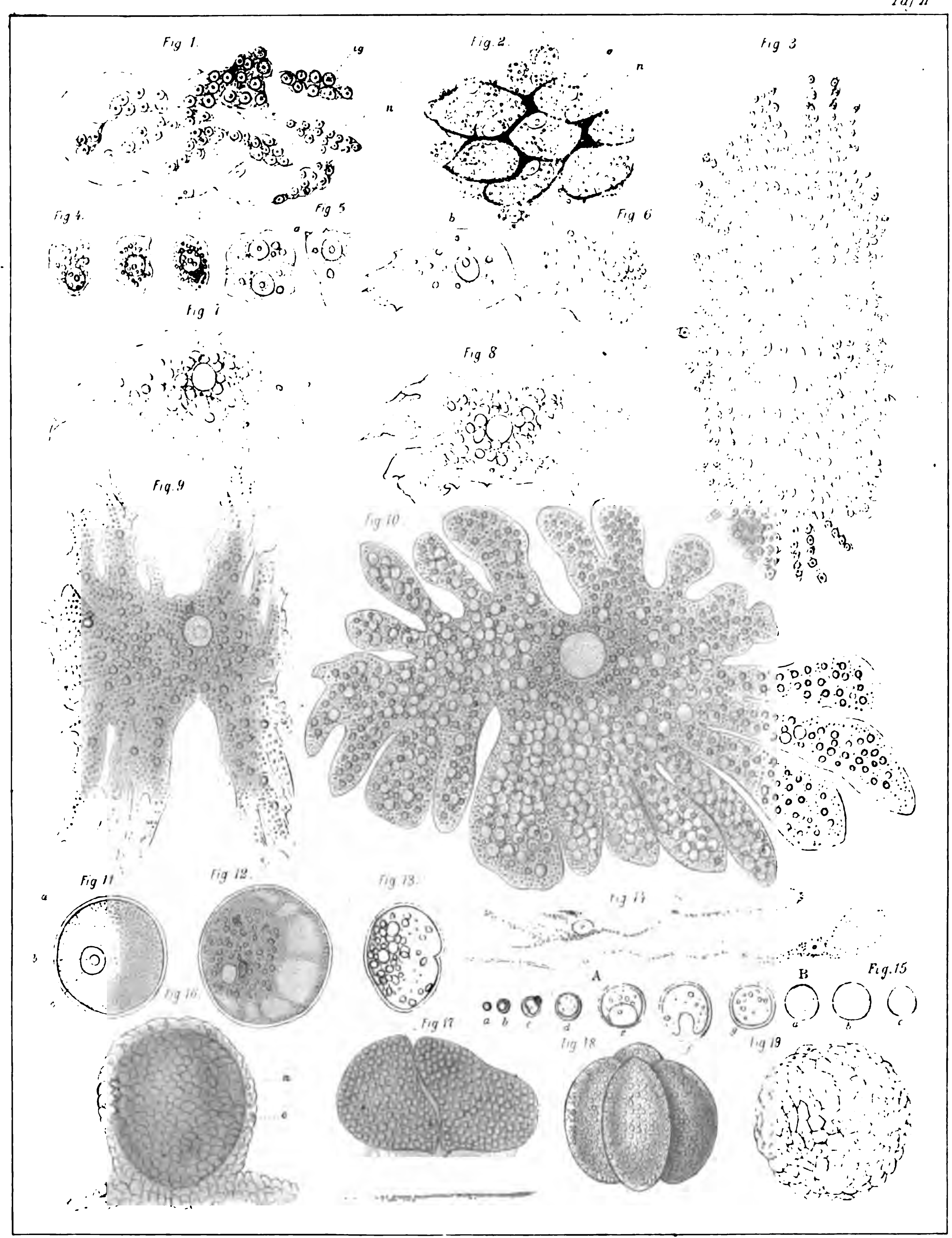
Taf. IV.

Sämmtliche Figuren dieser Tafel sind genaue Umrisszeichnungen zur Versinnlichung der Formveränderungen bei der Furchung des Eies von Hydra viridis, Fig. 1—7 stellen Momente aus dem ersten Furchungsstadium dar, Fig. 8—11 illustriren die Bildung der zweiten Furche.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.


Fig. 1
Fig. 2.
Fig. 3
Fig. 4
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 7.
Fig. 8
Fig. 9.
Fig. 10.
Fig. 11.
Fig. 12.
Fig. 13
Fig. 14

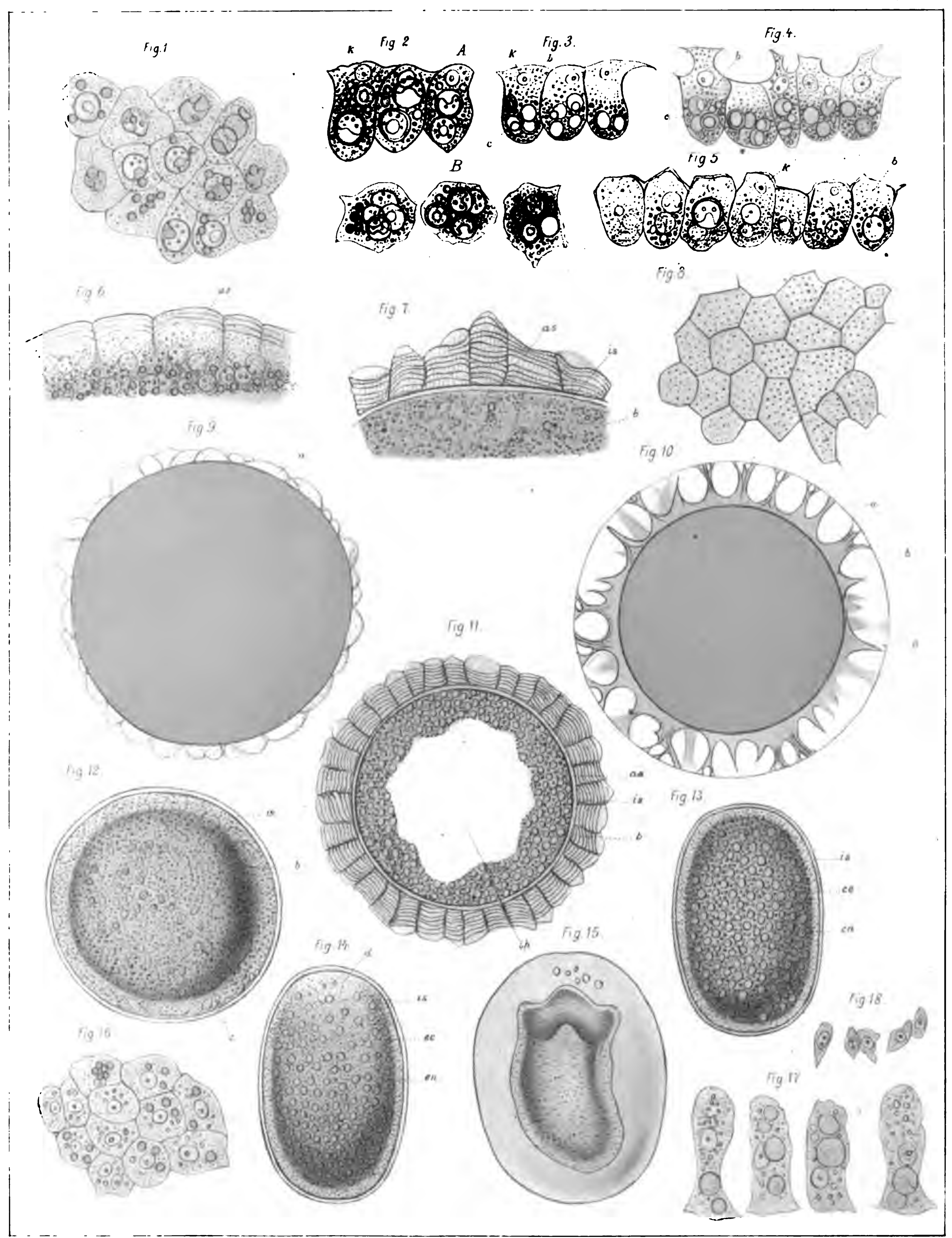




Kleinenberg gez.



Taf III


Fig. 1
Fig 2
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig 5
Fig 6
Fig 7
Fig 8
Fig 9
Fig 10
Fig 11
Fig 12
Fig 13
Fig 14
Fig 15
Fig 16
Fig 17
Fig 18



Taf. II

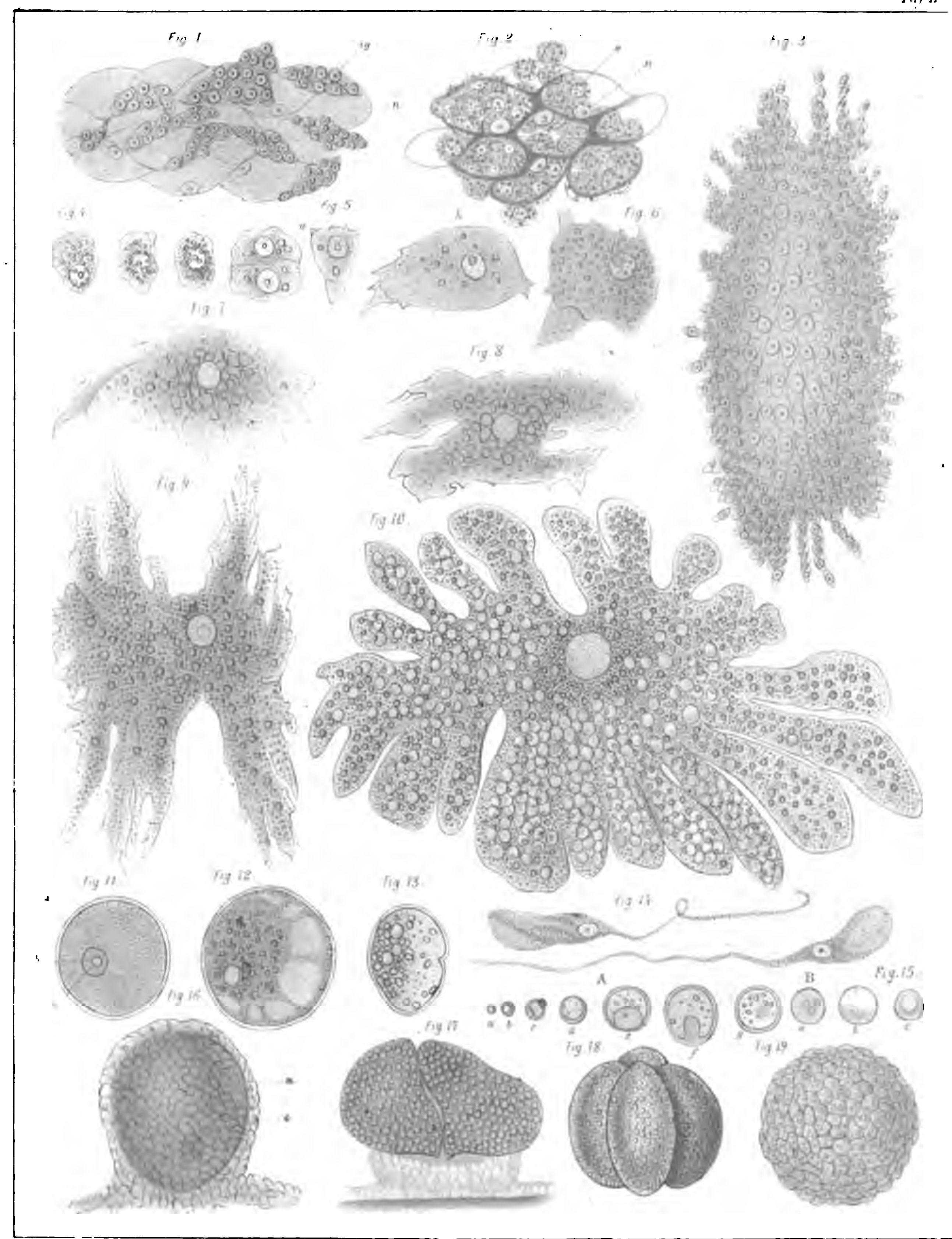


Fig. 1
Fig. 2
Fig. 3
Fig. 4
Fig. 5
Fig. 6
Fig. 7
Fig. 8
Fig. 9
Fig. 10
Fig. 11
Fig. 12
Fig. 13
Fig. 14
Fig. 15
Fig. 16
Fig. 17
Fig. 18
Fig. 19
A
B



Taf. IV.

